







# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

---

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER TIERE

---

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL  
IN GIESSEN

---

SECHSUNDREISSIGSTER BAND

MIT 43 TAFELN UND 118 ABBILDUNGEN IM TEXT



J E N A

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1913

2043

2043

2043

2043

2043

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

2043

# Inhalt.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 28. Juni 1913.)

	Seite
BURLEND, T. H., The pronephros of <i>Chrysemys marginata</i> . With Plates 1—4 and 12 Figs. in the text . . . . .	1
PAWLOWSKY, E., Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues der Giftdrüsen von <i>Scolopendra morsitans</i> . Mit Tafel 5—6 . . . . .	91
MÜLLER-CALÉ, CURT, Über die Entwicklung von <i>Cypris incongruens</i> . Mit Tafel 7—12 und 25 Abbildungen im Text . . . . .	113

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 21. Juli 1913.)

SCHNEIDER, OTTO, Zur Kenntnis der Chordascheiden, insbesondere der sogenannten <i>Elastica interna</i> bei Cyclostomen und Fischen. Mit Tafel 13—19 . . . . .	171
V. HUSEN, EBBA, Zur Kenntnis des Pectens im Vogelauge. Mit Tafel 20—23 . . . . .	215
OSBORN, HENRY LESLIE, Observations on <i>Loxogenes arcanum</i> NICKERSON, a Trematode parasite of Frogs in Minnesota. With Plates 24 and 2 Figures in the text . . . . .	271

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 22. September 1913.)

ANKARSVÄRD, G. und J. AUG. HAMMAR, Zur Kenntnis der Ganoiden- thymus ( <i>Amia calva</i> , <i>Lepidosteus osseus</i> ). Mit Tafel 25—26 und 5 Abbildungen im Text . . . . .	293
BÖHMIG, LUDWIG, Studien an Doppelplanarien. Mit Tafel 27—28 und 5 Abbildungen im Text . . . . .	307

KERSCHNER, THEODOR, Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparats von <i>Tenebrio molitor</i> L. Mit Tafel 29—32 und 11 Abbildungen im Text . . . . .	337
SCHMIDT, W. J., Studien am Integument der Reptilien. Mit Tafel 33 bis 36 und 25 Abbildungen im Text . . . . .	377

#### Viertes Heft.

(Ausgegeben am 20. November 1913.)

HÄNSEL, SIEGFRIED, Die Histogenese der Flugmuskulatur der Dipteren. Mit Tafel 37—39 und 18 Abbildungen im Text . . . . .	465
DEMBOWSKI, Über den Bau der Augen von <i>Ocypoda ceratophthalma</i> FABR. Mit Tafel 40 . . . . .	513
BIELER, WILLY, Zur Kenntnis des männlichen Geschlechtsapparats einiger Acanthocephalen von Fischen. Mit Tafel 41 und 15 Abbildungen im Text . . . . .	525
APSTEIN, J., Beiträge zur Kenntnis der Leptomedusen. Mit Tafel 42 u. 43 . . . . .	579



*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# The pronephros of *Chrysemys marginata*.

By

**T. H. Burlend** M. A., B. Sc.

Assistant Lecturer and Demonstrator in Zoology at University College, Cardiff.

With Plates 1–4 and 12 Fig. in the text.

## Introduction.

The more important results of an investigation upon the early development of the kidney in a species of American Terrapin — *Chrysemys marginata* — have already been published (22), and in the present paper I wish to deal with the subject in greater detail, since my results tend to establish an undoubted homology between the pronephros and mesonephros.

Perhaps there is no subject upon which embryologists are more divided than this question of the relationships between pro- and meso-nephros. The period from about 1880 up to quite recently is replete with literature dealing with investigations upon the ontogeny of the urinary organ in vertebrate animals; and furthermore, since these researches have led to the formulation of theories, often diametrically opposed, later workers on the subject have usually been under the disadvantage of having preconceived notions which prevented them from giving an unbiassed judgment upon the observations which they may have made.

The most prominent theoretical views at present held upon the early development of the vertebrate kidney may be briefly set down as follows.

1. The RÜCKERT-SEMON Theory, supported in the main by the work of VAN WIJHE (1889), HOFFMANN (1889), WIEDERSHEIM (1890), RABL (1896), MAAS (1897), WHEELER (1899), HATTA (1900) etc.

The chief contentions of supporters of this theory are:

- a) that pronephric tubules develop in a different way to that in which mesonephric tubules develop;
- b) that in the pronephric region at a later period mesonephric tubules may arise, thus producing an overlapping of the pro- and meso-nephros;
- c) that the mesonephros develops much later than the pronephros.

For these reasons the mesonephros is regarded as quite distinct from, and not homodynamous with, the pronephros.

2. The SEDGWICK-FIELD Theory, which receives support from the investigations of many workers, especially those of PRICE (1896) and BRAUER (1902) etc.

This theory maintains that the pro- and meso-nephros are homodynamous, and attributes any morphological differences between these two parts of a common organ to the later development of the mesonephros, which is correspondingly modified. The larval life is said to influence the degree of development and duration of the pronephros, forms having no larval life — e. g. Selachians and Amniotes — having no functional pronephros.

PRICE (1896) gave an account of *Bdellostoma*. The manner of the kidney development in this animal certainly gives support to the above theory. First the primitive organ is developed — for which PRICE suggests the name “holonephros” — and secondly a differentiation into anterior pro- and posterior meso-nephros occurs, or at least PRICE interprets his observations in this way.

3. FELIX has promulgated a view which is a modification of the RÜCKERT-SEMON theory, but since the author has devoted so much time and labour to this matter, and since moreover he is entitled to be regarded as one of the leading authorities on the subject of the development of the vertebrate excretory organ, his opinion needs special mention.

FELIX appears to regard the pro- and mesonephros as not homodynamous, and explains in detail characteristic distinctions between the two; but he regards them as structures derived from the same stem; the mesonephric tubules are however separated in their phylo-

genetic development from the pronephric, and are formed at a later period in ontogeny. FELIX believes that pro- and meso-nephric tubules frequently occur in the same body-segment, and may even open by the same opening into the coelom. It is unnecessary for me to reopen a discussion which has been exhaustively dealt with by RÜCKERT, FIELD, WHEELER, FELIX and more recently by H. RABL.

### Material and observations.

The embryos of *Chrysemys* were procured from Mr. ALBERT ALLEN, the Mendota Embryological Supply Station, Madison, Wisc., U. S. A. I am indebted to the Royal Society of London for a government grant by which I was enabled to obtain the requisite embryonic material.

The younger embryos — ranging from the stage of segmentation onwards to the stage when all the protovertebrae had been formed — were fixed in TELEYESNICZKY's Bichromate-acetic mixture, and the older embryos with ZENKER's fluid.

GRENACHER's Boraxcarmine served as a good stain for the younger embryos, and EHRLICH's Haematoxylin was used for the older stages.

The embryos were stained in bulk, and sections (usually 10—12  $\mu$  in thickness) were cut with a Cambridge Rocking microtome. The method used for constructing models of the front end of the kidney is described in my earlier paper.

In order to compare in detail the development of the kidney and its duct in the earlier embryos I found it very helpful to plot out my results on squared paper — the side of the square always corresponding to a definite number of the serial sections: in this way a slight obliquity of sectioning of any embryo is eliminated, and moreover such diagrams obviate a great deal of explanation.

It is of the first importance to be able to detect any indications of forward or backward shifting of the kidney relatively to the body-segments, if one desires to identify with certainty any particular tubule in its various embryonic conditions: hence I have given in tabular form, for each of the earlier embryos examined, the extent of the anterior protovertebrae on each side of the body.

In the embryos in which the body-flexure has become strongly marked it is difficult to obtain perfectly transverse vertical sections, and so it becomes necessary to establish the positions of the kidney

tubules by estimation, or by identification with their earlier stages.

This investigation has been carried on partly at University College, Cardiff, where I have received much encouragement and many facilities from Prof. W. N. PARKER; also in the Zoological Laboratory at the Royal College of Science, where the late Prof. A. SEDGWICK was ever ready to help me with friendly criticism and advice: to both of whom I wish to record my gratitude. I have to thank Mr. M. Y. ORR and Mr. H. A. HAIG M. B. of University College Cardiff, for their cooperation in the taking of the micro-photographs which appear in the Plates at the end of this paper.

### Details of observations.

Embryos A—H show the early condition of the kidney rudiment, up to the stage when it begins to differentiate into duct (Sammelgang) and pronephric tubules.

Embryos I—N show embryonic stages where the pronephros is attaining or has attained to its maximum development, and where the anterior part of the mesonephros has become evident.

Embryos O—S exhibit the pronephros at various stages of degeneration, the mesonephros being predominant.

### Embryo A.

This embryo was stained in Boraxcarmine for 45 hours, sectioned, and mounted on 5 slides with 38, 39, 40, 38 and 38 sections upon them respectively.

I could distinguish 6 protovertebrae in the embryo after clearing in xylol preparatory to sectioning. The following table will be useful in facilitating the description of the kidney. (The number in front of the comma indicates the number of the slide, the number after the comma indicates the section on the slide.)

### Body begins 1,1.

Left side of embryo.		Right side of embryo.
Mesoderm begins 1,18; no signs of segmentation behind the ear until 2,7		Mesoderm begins 1,19; no distinct trace of segmentation behind the ear until 2,5
1,26—1,36	Ear	1,26—1,35
2,1?—2,7 (rudimentary)	I	1,38—2,5?
2,7 —2,14	II	2,5?—2,12

2,15—2,23	III	2,14—2,21
2,24—2,34	IV	2,23—2,33
2,35—3,6	V	2,34—3,5
3,8 —3,17	VI	3,6 —3,14
3,18	VII	3,15

Gut begins 1,27; foregut ends 2,16; neuropore still open; neurenteric canal open from 5,2—5,7.

It will be seen that in embryos A and B and in older stages the first protovertebra is not so clearly differentiated as are those succeeding it, hence there is difficulty in ascertaining the exact limits of the first metaotic protovertebra (I) in many cases.

Traces of the kidney or its duct in A.

#### Left side.

The somatic layer of the mesoderm begins to thicken noticeably at 2,14.

From 2,16 to 2,22 the "rudiment", or "primitive kidney groove" as I propose to call it, is distinguishable, and again from 2,26 to 2,28; also from 2,31 to 2,35; it is feebly developed from 2,38 to 3,2, and at its maximum from 3,2 to 3,20 after which it gradually decreases until it is quite unrecognizable after 3,22.

#### Right side.

The most anterior limit of the primitive kidney groove on this side is 2,10, from which it is visible at least to 2,18. At intervals backwards to 2,38 it is more or less discernible but after 2,38 it is most marked, gradually decreasing in size and distinctness back to 3,16 after which it is not differentiated from the protovertebra.

(See Plate 1 Figs. 1, 2 and 3.)

Thus the left kidney rudiment begins and ends more posteriorly than the same structure on the right side. The regions between segments often show the rudiment of the groove more developed than in the segments themselves. The coelom extends on the left side from 2,6 to 3,23 (approximately) and from 2,6 to 3,13 approximately on the right side.

On the left side the segments affected are III, IV, *V*, *VI*, *VII* and on the right side II, III, IV, *V*, *VI*.

(Segments in italics are those in which the kidney rudiment is well defined).

Thus at the period when only five or six protovertebrae are present the kidney is in its initial stage of development and presents most primitive characters. It appears as a groove in the somatopleure, traces of it being visible in segments II, III and IV and more obvious rudiments in segments V and VI.

There is no trace of the kidney behind segment VII.

Embryo A.		
Left side	1,1 (Body begins)	Right side
	1,16	
ear {	1,31	{ ear
I {		{ I
II {	2,8	{ II
III {		{ III
IV {	2,23	{ IV
V {	2,38	{ V
VI {	3,14	{ VI
<div style="display: flex; align-items: center; justify-content: center;"> <div style="text-align: center; margin-right: 10px;"> ↑ pronephros ↓ </div> <div style="border-left: 1px solid black; height: 100px; width: 2px;"></div> </div>		
	3,29	
	4,4	
	4,19	
	4,34	
	<div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="margin-right: 5px;">}</div> <div>neurenteric canal</div> </div>	
	5,11	

(Scale = 3 sections  
to a division)

## Embryo B.

This embryo is slightly older than the preceding one.

Stained in bulk in Boraxcarmine for 45 hours. After clearing in xylol I was able to count 6 protovertebrae on each side. The sections were mounted upon 5 slides, 36 on each slide.

## Body begins 1,1.

Left side of embryo.		Right side of embryo.	
Gut begins 1,32.		Gut begins 1,24.	
The mesoderm is first visible 1,26.		Mesoderm first visible 1,16. There	
No trace of segmentation behind		is no trace of segmentation behind	
the ear is visible until 2,15		the ear until 2,7	
1,35—2,8	Ear	1,22—1,33	
—2,14 rudimentary	I	—2,7	
2,15—2,23	II	2,8 —2,16	
2,24—2,29	III	2,17—2,23	
2,31—3,1	IV	2,24—2,30	
3,2 —3,7	V	2,31—3,1	
3,8 —3,13	VI	3,2 —3,9	
3,14—3,19 (?)	VII	3,10—3,15 (?)	

The neuropore is open in this embryo; the "rudiment" of the heart extends from 2,7—2,15; the foregut ends 2,15; and the neuroenteric canal is open from 4,23—4,29.

## Traces of the kidney or its duct in B.

Left side.	Right side.
The condition of the kidney at this stage is in the form of a groove which I have called the "primitive kidney groove". The groove on this side begins at or about 2,23, but is most conspicuous in the region from 3,7 to about 3,20 and ends about 3,23.	There is a slight thickening of the somatopleuric mesoderm in the lateral plate region, and this tends to become a groove. Traces of this are visible as far forward as 2,14. This appearance is more pronounced in regions between protovertebrae than it is about the middle of the body-segments.
On both sides the primitive kidney groove loses its nature posteriorly and takes the form of	Thus the groove is very distinct in 2,15 and 2,16; 2,25 and 2,26; 2,31 and 2,32 and is well developed

a thickening of the somatic mesoderm lining the coelom (see Plate 1 Fig. 5) in segments V and VI, although the protovertebra has not become clearly differentiated from the more

The development on the left side is not so distinct as on the right side, especially in the anterior region. laterally situated mesoderm in this region (see Plate 1 Fig. 4).

Hence the segments where the groove is present on the left side are III, IV, V, VI and VII; and on the right side II(?), III, IV, V and VI; it is thus evident that the rudiment of the kidney does not usually extend so far forward, but extends further caudalwards on the left side than it does on the right side.

The mesoderm of the nephrotome and lateral plate regions is more or less differentiated into somatic and splanchnic layers from 2,12 to about 3,18 on the left side, and from 2,5 to about 3,5 on the right side. There is no indication of a kidney duct in this embryo.

The following points are of importance as exhibited in embryos A and B.

1. The first trace or rudiment ("Anlage") of the kidney appears as a "primitive kidney groove" in the somatic mesoderm on each side of the body about the time when 5 or 6 protovertebrae are recognizable.

2. The "primitive kidney groove" is from the first a continuous structure lying almost immediately lateral to the protovertebra, except in places where the structure is less marked, in which case it is most evident in the intersegmental regions of the mesoderm, and indistinct or absent in the mesoderm in regions opposite the middle of the protovertebrae.

3. The formation of the groove seems to be concomitant with, or to follow closely after, the differentiation of the mesoderm into somatic and splanchnic layers in the anterior region of the body, and to precede by a short interval of time the transverse constrictions which divide up the mesoderm into protovertebrae. If these phenomena have any palingenetic significance they imply that the primitive kidney groove in this region of the body is present in a primitive ancestor in which no segmentation of the trunk into somites has occurred.

4. From the figures of sections of these embryos it will be seen than the ectoderm immediately above the primitive kidney groove



is indented: this fact is important when we have to consider the close relation which exists temporarily between ectoderm and the backward prolongation of the kidney rudiment at a later embryonic stage.

5. The incipient traces of the urinary organ are observable as far forward as the anterior region of segment III (left side) and the posterior region of segment II (right side).

Embryo B.		
Left side	Body begins 1,1	Right side
	1,16	
	1,31	} ear
ear {		} I
I {	Foregut ends 2,10	} II
II {		} III
III {	↑ pronephros 2,25	} IV
IV {		} V
V {		} VI
VI {		} VII?
? VII {	↓ pronephros 3,19	
	3,34	
	4,13	
	neurenteric ( canal 4,28	
	5,5	

(Scale = 3 sections  
to a division)

Segments in italics are those in which the primitive kidney rudiment is most pronounced.

The accompanying diagram (Fig. B in the text) shows the condition of the kidney groove etc. at this stage.

### Embryo C.

Stained for 45 hours in Boraxcarmine.

On clearing with xylol I observed 10 or 11 protovertebrae. Mounted on 7 slides upon which were 36, 36, 36, 36, 36, 42 and 43 sections respectively.

### Body begins 1,3.

Left side of embryo.		Right side of embryo.
Mesoderm begins 1,25.		Mesoderm begins 1,17.
2,12—2,30	Ear	2,3 —2,27
2,31—3,2	I	2,29—2,36
3,3 —3,10	II	3,1 —3,9
3,11—3,18	III	3,9 —3,17
3,19—3,27	IV	3,17—3,26
3,28—4,1	V	3,27—3,36
4,2 —4,9	VI	4,1 —4,8
4,10—4,17	VII	4,9 —4,16
4,18—4,28	VIII	4,17—4,27
4,29—5,4	IX	4,28—5,3
5,5 —5,14	X	5,4 —5,13
5,16—5,24?	XI	5,14—5,24?

Gut begins 1,28; foregut ends 3,4; heart extends from 2,18 to 3,2 approximately; neurenteric canal from 6,40 to 7,5.

On the left side the evagination of the somatic mesoderm begins at 3,35 and is continuous backwards to 4,36, although the connection between outgrowth and mesoderm is not of uniform thickness throughout this distance. From 5,1 to 5,15 the kidney rudiment takes the form of a duct which is solid and distinct from the underlying mesoderm, although it shows visible traces of a close relation with the somatic mesoderm at intervals. The duct appears to end in a few scattered flattened cells between ectoderm and mesoderm.

(See Plate 1 Figs. 6, 7, 8, 9 and 10.)

Thus the segments affected are:

Posterior region of V?, VI, VII, VIII and anterior end of seg-

Left side	Embryo C.	Right side
	1,16	
	1,31 Gut begins	
	2,10	
ear {	2,25	} ear
I {		} I
II {	3,4 Foregut ends	} II
III {		} III
IV {	3,19	} IV
V {		} V
VI {	3,34	} VI
VII {	4,13	} VII
VIII {		} VIII
IX {	4,28	} IX
X {	5,7	} X
? XI {	5,22	} XI?
	6,1	
	6,16	
	6,31	
	neurenteric (	
	canal { 7,4	

(Scale = 3 sections to 1 division)

ment IX, with a duct extending as far back as the end of segment X.

On the right side the conditions are similar: the outgrowth becomes clearly visible at 3,35 and extends continuously backwards as far as 4,31, after which the duct is separate and ends at 5,6. The few cells at its hind end appear as though split off from the mesoderm in this region. At 4,29 there is visible for the first time the characteristic flexure which the outgrowth undergoes at a later period.

The region affected on the right side extends from about the posterior end of segment V, VI, VII, VIII and the beginning of segment IX, behind which the duct extends to the first 2 or 3 sections of segment X.

The rudiment of the kidney — the “primitive kidney groove” — is more in the nature of a solid ridge of cells rather than a groove, except where the cavity of a protovertebra is in communication with the general coelom.

The history of segment VIII, for example, is instructive since it shows that the kidney rudiment first appears as a primitive kidney groove in the somatic mesoderm of the lateral plate region; a more or less solid outgrowth results from this groove by approximation of its walls; this outgrowth gives rise distally to the pronephric duct joining together the anterior pronephric tubules, and proximally, by atrophy of intervening structures to the tubules themselves. In segment IX the duct appears first, then the fusion with it of the mesoderm beneath, and afterwards differentiation into tubules and duct occurs.

### Embryo D.

Stained for 45 hours in Boraxcarmine, sectioned, and mounted on six slides upon which were 30, 30, 45, 45, 45, and 45 sections respectively.

### Body begins 1,3.

Left side of embryo.		Right side of embryo.
2,16—3,4	Ear	2,18—3,4
3,6 —3,13	I	3,6 —3,14
3,14—3,21	II	3,13—3,19
3,22—3,29	III	3,21—3,28
3,30—3,38	IV	3,29—3,36

3,39—4,3	V	3,37—4,1
4,4 —4,13	VI	4,3 —4,11
4,14—4,22	VII	4,13—4,21
4,24—4,32	VIII	4,22—4,30
4,33—4,41	IX	4,32—4,40
4,43—5,7	X	4,42—5,7
5,8 —5,17?	XI	5,8 —5,17?

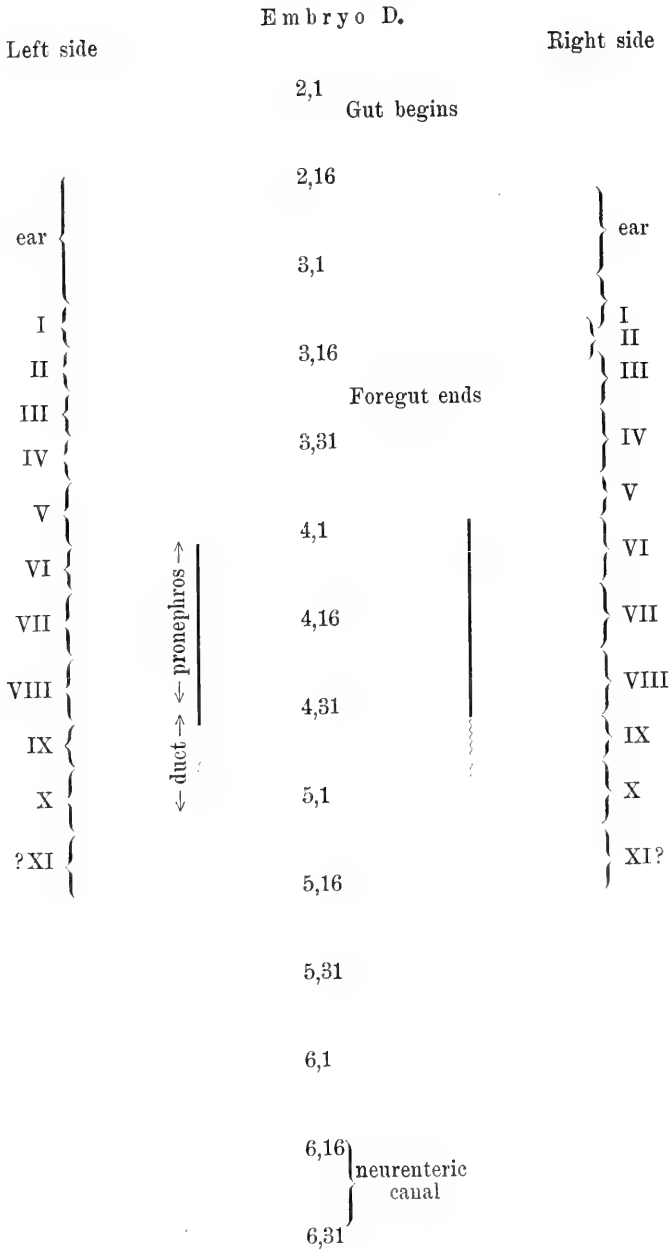
Gut begins 2,2; neurenteric canal blocked up (6,15 to 6,30 approx.); heart extends from 2,30 to 3,23 approx.; foregut ends 3,24.

On the left side of the body the rudiment of the kidney is in the form of a thickening of the somatic layer of the lateral plate mesoderm extending from 4,4 to 4,34: after this section there is a backward continuation of the thickening in the form of a solid cord of cells lying freely between mesoderm and ectoderm but staining deeply as do the mesoderm cells. There seems to be no doubt that this cord of cells is formed from mesoderm by proliferation, or splitting, or backward growth of the duct itself. In the regions between successive protovertebrae the kidney rudiment is more marked than in the regions opposite the protovertebrae. The solid cord of cells is distinctly flattened posteriorly; it does not fuse with the ectoderm; its end appears to consist of an aggregation of cells which have recently been proliferated from the neighbouring mesoderm in the intersegmental regions, where there is an unevenness of the contour of the somatic mesoderm which suggests that this proliferation has occurred. The duct ends about 5,3.

Hence on the left side the segments affected at this stage are *VI*, *VII*, *VIII* whereas the duct extends over segments *IX* and *X*.

There is a slight trace of a connection of duct and underlying mesoderm in segment *IX* (4,34 and 4,35).

On the right side, the somatic thickening of the mesoderm appears first at 4,1 and is continuous back as far as 4,31. A careful examination of the kidney rudiment in segments *VI*, *VII* and *VIII* will reveal the fact that the rudiment seems to get further and further from the general coelom as one passes from the anterior region of segment *VI* to the posterior region of segment *VIII*. The rudiment is throughout this region the same distance from the respective protovertebrae, and so one can only explain the change by supposing



(Scale = 3 sections to a division)

that the general coelom does not approach so near to the proto-vertebrae in segment VIII as it does in segment VI. At 4,32 and 4,33 the rudiment consists of flattened cells extending between ectoderm and mesoderm almost up to the spinal cord. From 4,33 caudalwards the rudiment takes the form of a solid cord of cells free from ectoderm and mesoderm. The cord ends at 4,45 as a few (two or three) cells apparently derived from the neighbouring mesoderm.

On the right side the kidney rudiment extends over segments VI, VII and VIII. It is free — as a solid duct — from the beginning of segment IX to the middle of X.

### Embryo E.

Stained in GRENACHER'S Boraxcarmine for 49 hours. This embryo, slightly curved, was 3,5—4 mm. in length.

Sectioned, and mounted on 6 slides upon which were 41, 45, 44, 45, 47 and 48 sections respectively.

### Body begins 1,1.

#### Left side of embryo.

1,34—2,7

2,9 —2,16 (small)

2,18—2,25

2,26—2,34

2,36—2,44

3,1 —3,8

3,10—3,19

3,21—3,28

3,29—3,38

3,39—4,4

4,5 —4,13

4,15—4,22

4,24—4,32 ?

4,33

Ear

I

II

III

IV

V

VI

VII

VIII

IX

X

XI

XII

#### Right side of embryo.

1,38—2,12

(small) 2,11—2,18

2,20—2,27

2,29—2,36

2,38—2,45

3,2 —3,8

3,10—3,18

3,19—3,26

3,27—3,34

3,36—3,44

4,2 —4,9

4,11—4,19

4,21—4,28

4,29—4,37 ?

4,38—

On the left side the outgrowth of the pronephric rudiment begins at 3,5 and extends back to 3,12, after which there is a break; it begins again at 3,22 and persists as a solid outgrowth back to 4,12; behind this region it extends caudalwards to 4,35 as a duct (much flattened in

Embryo E.		
Left side	Gut begins 1,26	Right side
ear {	2,1	{ ear
I {		{ I
II {	2,16	{ II
III {	heart ↑ ↓	{ III
IV {		{ IV
V {	3,1	{ V
VI {	3,16	{ VI
VII {		{ VII
VIII {	3,31	{ VIII
IX {	4,2	{ IX
X {		{ X
XI {	4,17	{ XI
XII {	4,32	{ XII
		{ XIII?
	5,2	
	5,17	
	5,32	
	neurenteric {	
	canal {	

(Scale = 3 sections to  
a division)



some places, and apparently in close relation with the ectoderm posteriorly). If one notices the groove of the ectoderm into which the kidney rudiment extends throughout the pronephric region, one can understand how it may easily be supposed that the unformed posterior end of the pronephric duct arises from the ectoderm, although this is not really the case.

The segments affected are: post. portion of V, front end of VI, VII, VIII, IX and X. The duct is present in XI, XII and 3 sections further back.

(See Plate 1 Figs. 11, 12, 13, 14, 15.)

On the right side the outgrowth is probably present at and about 3,13, but at 3,20 it is prominent, and continues back to 3,45; the duct begins at 4,1 and ends about 4,21.

Segments affected are VI?, VII, VIII, IX; the duct extends over X and XI.

### Embryo F.

Stained for 48 hours in GRENACHER'S Boraxcarmine. Counted 12 or 13 protovertebrae after clearing in xylol. Six slides used, upon which 45, 45, 45, 45, 39, and 39 sections were mounted respectively. This embryo was strongly twisted at the front end, and I had some difficulty in counting the anterior protovertebrae.

The heart is just becoming a twisted tube.

### Body begins 1,3.

Left side of embryo		Right side of embryo
1,37—2,3	Ear	2,5 —2,15
2,7 —2,12 small	I	small 2,17—2,21
2,9 —2,18	II	2,22—2,27
2,18—2,26	III	2,28—2,34
2,27—2,35	IV	2,35—2,41
2,35—2,43	V	2,42—3,3
2,44—3,8	VI	3,4 —3,12
3,9 —3,17	VII	3,12—3,21
3,18—3,26	VIII	3,22—3,30
3,27—3,36	IX	3,31—3,41
3,37—4,2	X	3,42—4,6
4,3 —4,13	XI	4,7 —4,17
4,14—4,23 ?	XII	4,18—4,28 ?
4,24—	XIII	4,29—

Gut begins 1,28; foregut ends 2,24; neurenteric canal 5,33—5,39; heart extends from 1,43—2,23.

In this embryo, which shows signs of abnormal development, the first traces of the kidney on the left side are visible in 2,40. For a few sections 3,5, 3,6 and 3,7 the structure is of the nature of a groove in the somatic layer of the lateral plate mesoderm immediately below and lateral to the nephrotome.

Although from 3,8 onwards the outgrowth is solid it is not very prominent until about the middle of segment VIII after which it is very pronounced and becomes twisted also.

As we pass posteriorly the insertion of the outgrowth into the mesoderm gets further and further from the coelom. This is due to a gradual receding of the coelom from the protovertebra the further caudalwards we pass.

The duct begins at 4,1 but from 4,3 to 4,9, and again at 4,12 and 4,13 it is extremely difficult to distinguish the duct from the underlying mesoderm.

This series suggests very strongly that the duct is formed by differentiation from the mesoderm. At 4,14, 4,13, 4,12, 4,6 and 4,4 it looks as though mesoderm proliferation is occurring for this purpose.

The duct ends at 4,14, but there are indications of an uneven outline of the somatic mesoderm and also signs that cells are proliferating from this region to form the duct as far back as 4,27.

Hence the segments affected on the left side are: post. half of VI, VII, VIII, IX, X with a duct beginning in the post. region of X and ending at the post. end of segment XI?

On the right side the kidney begins as a groove from 3,5 to 3,10 and continues backwards as a more or less solid outgrowth until 3,45 or 3,41. The duct becomes distinct at 3,45 and ends at 4,28, viz. in segment XII.

There is suggestive evidence of the recent splitting off of the mesoderm which forms the duct from the mesoderm of the lateral plate.

Thus the segments affected on this side are VI, VII, VIII, IX and ant. portion of X, whereas the duct extends over the post. region of X, and also over XI and XII.

Left side	Embryo F.	Right side
	1,30	
ear {		
I {	↑ 1,45	ear {
II {	heart ↓ 2,15	I {
III {		II {
IV {	2,30	III {
V {		IV {
VI {	2,45	V {
VII {		VI {
VIII {	3,15	VII {
IX {		VIII {
X {	3,30	IX {
XI {	3,45	X {
XII {	4,15	XI {
	4,30	XII {
	4,45	
	5,13	
	5,30	
	} neurenteric	
	} canal	
	6,6	

(Scale = 3 sections to  
a division)

## Embryo G.

This embryo is sectioned somewhat obliquely, and so the proto-vertebrae at the front of the body appear to overlap.

About 4 mm. long. Stained in Boraxcarmine, sectioned, and mounted the sections on 6 slides having respectively 60, 58, 60, 60, 60 and 45 sections.

## Body begins 1,4.

Left side of embryo		Right side of embryo
2,6 —2,18	Ear	2,13—2,25
2,21—2,25 small	I small	2,31—2,37
2,24—2,31	II	2,35—2,43
2,29—2,36	III	3,42—2,50
2,37—2,45	IV	2,48—2,58
2,45—2,53	V	3,1 —3,10
2,55—3,6	VI	3,10 —3,21
3,8 —3,17	VII	3,22—3,32
3,19—3,29	VIII	3,38—3,44
3,31—3,41	IX	3,46—3,57
3,43—3,56	X	3,59—4,11
3,58—4,11	XI	4,13—4,26
4,13—4,26	XII	4,28—4,40
4,28—4,40?	XIII	4,41
4,41		

Heart begins 1,51, ends 2,26; gut begins 1,38; neurenteric canal 5,36—5,46, foregut ends 2,29.

In this embryo the first traces of the kidney groove on the left side are at 3,4. After continuing as a groove for a few sections it becomes a solid outgrowth: further back it tends to become twisted and to project into a groove in the ectoderm.

The duct begins about 3,49 and becomes indistinguishable at 4,45.

At times (viz. in 4,14 and 4,25) there seems to be a slight connection between mesoderm and duct.

The segments affected are: post. portion of VI, VII, VIII, IX ant. half of X. The duct extends over the post. half of X, XI, XII, XIII and 5 sections further back.

On the right side the kidney groove begins at 3,7, extends as

Left side	Embryo G.	Right side
	1,50	
ear {	heart {	
I {		
II {		ear {
III {	2,20	I {
IV {	2,35	II {
V {		III {
VI {	2,50	IV {
VII {	3,7	V {
VIII {		VI {
IX {	3,22	VII {
X {	3,37	VIII {
XI {	3,52	IX {
XII {	4,7	X {
XIII {	4,22	XI {
	4,37	XII {
	4,52	
	5,7	
	5,22	
	5,37	
	5,52	
	neurenteric canal {	

(Scale = 3 sections to a division)

a groove to 3,16, and as a solid outgrowth from 3,16 to 3,50. The duct continues from this point backwards until 4,44, when it is no longer visible.

Thus the region over which the kidney extends on the right side includes: a few post. sections in V, VI, *VII*, *VIII*, *IX* (ant. half) and the duct is present in the post. half of IX, X, XI, XII and 4 sections more posterior.

### Embryo H.

3 $\frac{1}{2}$  mm. long. Stained in GRENACHER'S Boraxcarmine for 44 $\frac{1}{2}$  hours.

The sections were mounted on 6 slides which had respectively 47, 45, 45, 48, 44, 47 sections.

### Body begins 1,8.

Left side of embryo		Right side of embryo	
2,11—2,23		Ear	2,8 —2,20
2,22—2,27	small	I	2,21—2,27
2,29—2,37		II	2,28—3,26
2,39—3,1		III	2,38—2,45
3,3 —3,10		IV	3,2 —3,9
3,12—3,21		V	3,11—3,19
3,23—3,30		VI	3,21—3,28
3,32—3,39		VII	3,30—3,37
3,41—4,5		VIII	3,39—4,2
4,7 —4,14		IX	4,4 —4,12
4,16—4,24		X	4,14—4,23
4,26—4,36		XI	4,25—4,34
4,38—4,48		XII	4,36—4,46
5,1 —5,10		XIII	4,47—5,7
5,12—		XIV	5,8

Gut begins 1,38.

Heart 2,17—2,42. Neurenteric canal 6,9—6,15.

Traces of a groove occur on the left side in the somatic layer of the mesoderm between 3,20 and 3,30; after this the kidney rudiment is well marked, and the solid outgrowth extends back to 4,21; the duct extends from 4,21 to 5,20.

(See Plate 1 and 2 Figs. 16, 17, 18, 19 and 20.)

Left side	Embryo H. 1,47	Right side
ear {	2,15	ear {
I {	heart { 2,30	I {
II {		II {
III {		III {
IV {	2,45	IV {
V {	3,15	V {
VI {	3,30	VI {
VII {		VII {
VIII {		VIII {
IX {	3,45	IX {
X {	4,15	X {
XI {	4,30	XI {
XII {	4,45	XII {
XIII {	5,12	XIII {
	5,27	
	5,42	
	neurenteric canal { 6,13	

(Scale = 3 sections to  
a division)

The segments affected by the kidney development at this stage are: V?, VI?, VII, VIII, IX, two-thirds of X; the duct extends over the post. one-third of X, XI, XII, XIII and 10 sections further back.

On the right side the groove begins at 3,17, and is continued back into a solid outgrowth which extends to 4,7.

The duct reaches from 4,7 as far back as 5,13.

Hence the kidney region on the right side includes: post. region of V, VI, VII, VIII, IX (ant. half), and the duct extends over IX (post. half) X, XI, XII, XIII and 6 sections further back.

### Comparison of Embryos A, B, C, D, E, F, G and H with regard to the development of the kidney and its duct.

At this stage it is well to summarise the results which an examination of the above embryos yields. In the first place, the condition of the kidney at its most anterior end is in the form of a simple evagination of the somatic layer of the lateral mesoderm so as to produce a groove which is continuous and unsegmented. This groove I propose to call the "primitive kidney groove". The furthest anterior extent of this groove is:

on left side	in segment III or II?
on right side	in segment II.

Moreover, the kidney or its duct seems to be always a little further advanced in development posteriorly on the left side as compared with the right side.

The kidney rudiment which we have up to the present described becomes the future pronephros and its duct. Thus the duct and the rudiment of the pronephric tubules arise simultaneously in the first few segments where the kidney occurs in these embryos. The further development is accompanied by atrophy of the kidney anteriorly in any or all of the first 5 or 6 segments. Posterior development comprises the formation of a duct — in continuation with the rudiment already formed — and (as all evidence tends to prove) not by increase of its own cells only — viz. independent backward growth, but by growth due to proliferating cells from the somatic layer of the mesoderm.

After the duct is formed, a general fusion with the somatic layer



of the lateral mesoderm, or with the lower end of the nephrotome, occurs in the region of segment X at all events.

A comparison of the condition of the pronephros in embryos C, D and E proves that the posterior pronephric tubules develop after the duct and not at the same time — thus differing from the condition found in the development of the ant. pronephric rudiment. This “arrested” development of the posterior part of the pronephros is important in relation to the question of the backward extent of the pronephros and the meaning of the pronephric duct.

The later pronephros extends over segments VII, VIII, IX and X: it is this portion of the pronephric rudiment alone which becomes functional — the rudiment in segments III, IV, V and VI atrophying at an early date. From the start the kidney in segs. IX and X is affected by a rotation lateralwards of the duct — so that the latter becomes laterally situated, and a consequent increase in length of the nephrotome region occurs — whereby the tubules in these segments come to open into the coelom in a region closely adjoining the connection of the nephrotome and the lateral plate, and even (in seg. X) into the enlarged lower end of the nephrotome.

The backward growth and future connection of duct with gut will be dealt with separately.

Hence we must regard the early development of the “Sammelgang” of the pronephros, and of the pronephric duct behind, as absolutely unbroken, and speak of the whole structure as pronephric: we must consider the duct (from seg. X to cloaca) as formed in the same way as the “Sammelgang” region, viz. segs. VII, VIII, IX and X: but the former region has in addition to contend with the modified environmental conditions, which are in existence at the time of the arrested development of the part of the pronephric duct behind the pronephros. The following table gives the chief results in tabular form.

This table shows clearly:

1. The lagging behind of the early development on the right side as compared with that on the left side.
2. The gradual atrophy of traces of the primitive kidney groove in segments II, III, IV, V and VI: this degeneration is not a very regular process, and may happen earlier or later in individual embryos.

The irregularity in the backward extent of the pronephros in each embryo on each side may be quite easily due to observa-

tional error, since I found it difficult to decide in some sections whether the duct was free from the underlying mesoderm or not.

Embryo	No. of proto-vertebrae	Left side		Right side	
		Extent of kidney	Extent of duct	Extent of kidney	Extent of duct
A	6	III, IV, V, VI and VII	none	II $\frac{1}{3}$ , III, IV, V, VI	none
B	6 or 7	III to VII	none	II $\frac{1}{3}$ , III to VI	none
C	10 or 11	V $\frac{1}{2}$ , VI, VII, VIII and IX $\frac{2}{3}$	IX $\frac{1}{3}$ , X	V $\frac{1}{3}$ , VI, VII, VIII and IX $\frac{1}{3}$	IX $\frac{2}{3}$ , X $\frac{1}{3}$
D	10 or 11	VI, VII, VIII and IX $\frac{1}{3}$	IX $\frac{2}{3}$ , X $\frac{1}{2}$	VI, VII and VIII	IX, X $\frac{1}{2}$
E	12	V?, VI?, VII, VIII, IX, X	XI, XII+3sects. posterior	VI?, VII, VIII and IX	X, XI
F	12 or 13	VI?, VII, VIII, IX, X	X $\frac{1}{3}$ , XI	VI, VII, VIII, IX, X $\frac{1}{3}$	X $\frac{2}{3}$ , XI, XII
G	12 or 13	VI?, VII, VIII, IX, X $\frac{1}{3}$	X $\frac{2}{3}$ , XI, XII, XIII + 5sects. posterior	V?, VI, VII, VIII, IX $\frac{1}{2}$	IX $\frac{1}{2}$ , X, XI, XII + 4sects. posterior
H	13	VI?, VII, VIII, IX, X $\frac{2}{3}$	X $\frac{1}{3}$ , XI, XII, XIII, +10sects. posterior	V $\frac{1}{3}$ , VI, VII, VIII, IX $\frac{1}{2}$	IX $\frac{1}{2}$ , X, XI, XII, XIII + 6sects. posterior

NB. X  $\frac{1}{3}$  means one-third of segment X.

XI  $\frac{2}{3}$  means two-thirds of segment XI etc.

A further source of error in the above table may have arisen from a miscalculation of the number of protovertebrae on each side, since I have estimated the age from the number of protovertebrae. This error could not be more than one protovertebra in any case and so would not affect the main results which I have obtained.

Leaving these very early embryos we pass on to the study of slightly more advanced stages.

### Embryo I.

Stained for 48 hours in GRENACHER'S BORAXCARMINE. After clearing in xylol I counted 18 somites. The somite formation has almost extended to the hind end of the body and the heart is now prominent.

Mandibular pouch nearly open }  
Hyoid pouch developing }

Sectioned, and mounted the sections on 7 slides (45 on each slide).

## Body begins 5,5.

Left side of embryo		Right side of embryo
2,10—2,22	Ear	2,15—2,27
2,27?—2,37	I	2,33?—2,43
2,37—2,45	II	2,43—3,8
3,2 —3,11	III	3,8 —3,16
3,11—3,19	IV	3,16—3,24
3,19—3,29	V	3,25—3,34
3,29—3,39	VI	3,35—3,45
3,39—4,5	VII	4,1 —4,10
4,6 —4,16	VIII	4,11—4,20
4,17—4,27	IX	4,21—4,30
4,28—4,39	X	4,32—4,42
4,40—5,9	XI	4,44—5,11
5,11—5,23	XII	5,12—5,25
5,25—5,37	XIII	5,27—5,38
5,39—6,4	XIV	5,39—6,4
6,5 —6,14	XV	6,5 —6,13
6,15—6,23	XVI	6,14—6,22
6,23—6,32	XVII	6,23—6,30
6,33—6,40	XVIII	6,30—6,37
6,41		6,38

Gut begins 2,7; foregut ends 3,24; heart extends from 2,15 to 3,24; neurenteric canal (7,24—7,27).

The condition of the kidney on the left side.

A vascular outgrowth is prominent from 3,34 extending back to 3,44.<sup>1)</sup>

VII	{	3,44	Nephrostome of 1st pronephric tubule opening into coelom.
		3,45	
		4,2	
			The nephrostome opens lateral to the remains of the nephrotome.
			The duct extending from 4,1 backwards opens in this section to the coelom close to the nephrotome region.
			Moreover the duct is solid, small, and apparently degenerating, as also is the nephrotome.

1) I have used the term "glomus" for this vascular outgrowth, though this is not the generally accepted meaning of the term.

Left side	Embryo I. 1,45		Right side
ear {	heart {	2,15	ear {
I {		2,30	I
II {		2,45	II
III {		3,15	III
IV {		3,30	IV
V {	3,45	3,45	V
VI {	> > > > >	4,15	VI
VII {		4,30	VII
VIII {		4,45	VIII
IX {		5,15	IX
X {		5,30	X
XI {	:	5,45	XI
XII {		6,15	XII
XIII {		6,30	XIII
XIV {		6,45	XIV
XV {		7,15	XV
XVI {	:	7,30	XVI
XVII {		neurenteric	XVII
XVIII {		canal 7,30	XVIII

(Scale = 3 sections to 1 division)

- VIII { 4,7 A nephrostome opening into coelom in this section.  
The tubule passing from it does not reach the pronephric duct but ends blindly in 4,10. This tubule is apparently degenerating.
- 4,12 } Nephrostome opening into coelom alongside the nephro-  
4,13 } tome.  
The tubule opens into the pronephric duct in section 4,14. This tubule shows distinct evidence of a further nephrostomic connection with the nephrotome in sections 4,15 and 4,16.
- IX { 4,20 } A nephrostome opens into lower end of nephrotome.  
4,21 } A tubule passes up to join with the duct at 4,22; this tubule opens into the lower end of the nephrotome in 4,24 and 4,25.
- X { At 4,28 the nephrotome region becomes enlarged and lies close alongside the pronephric duct. It is difficult at this stage to say how many communications there are with the duct, but they are probably present in sections 4,32 (?), 4,33, 4,34 and possibly also 4,36.

Behind 4,37 the nephrotome region appears as a hollow thick-walled structure connected with both the coelom and protovertebra by scattered mesenchyme cells. There is no trace of a communication between duct and nephrotome behind section 4,37. Further back the solid nephrotome gradually becomes joined with protovertebrae and coelom by a double layer of mesoderm. The pronephric duct ends at 7,22. There can be no doubt that it is formed from the mesoderm posteriorly, for it can be seen in the process of separating off.

Plate 2 Figs. 21, 22 and 23, show the gradation undergone in passing from segments XI, XII and XIII to the region where the pronephric duct ends (Fig. 23).

The condition of the kidney on the right side.

Vascular glomus extending from 3,39—4,5.

- VII { 4,3 } Nephrostome opening into coelom.  
4,4 }  
The tubule is rudimentary however and not connected with the pronephric duct.
- 4,10 Small nephrostome opening into coelom and nephrotome simultaneously.

- VIII { 4,15 } Tubule which appears to be incomplete; it opens into  
 { 4,16 } the lower end of the nephrotome (or into coelom?).  
 { 4,19 }  
 { 4,20 } Tubule with nephrostome opening into the coelom.
- IX { 4,23 } Tubule with an opening into the open nephrotome or  
 { 4,24 } coelom and possibly related to the succeeding tubule.  
 { 4,28—4,32 } A tubule with a nephrotomic opening in 4,29 and  
 an indication of a nephrostome at 4,32 also.
- X { In and behind this region the nephrotome is a hollow thick-  
 walled sac, with an opening into the duct at 4,35 and 4,42,  
 but without any opening into the coelom.

The pronephric duct on this side is not present behind 7,14. The origin of the duct near its posterior end is evidently due to the proliferation of the adjoining somatopleuric mesoderm.

### Embryo J.

Stained with EHRLICH's Haematoxylin. Sectioned, and mounted on 6 slides having 50, 51, 50, 49, 54 and 63 sections respectively.

### Body begins 1,3.

Left side		Right side
1,44—2,9	Ear	1,41—2,6
2,11—2,19	I	2,10—2,17
2,16—2,29	II	2,16—2,28
2,27—2,39	III	2,25—2,38
2,37—2,48	IV	2,36—2,47
2,48—3,7	V	2,47—3,7
3,8—3,17	VI	3,8—3,16
3,18—3,27	VII	3,17—3,26
3,28—3,38	VIII	3,27—3,37
3,39—3,49	IX	3,38—3,48
3,50—4,12	X	3,49—4,11
4,13—4,24	XI	4,12—4,23
4,26—4,36	XII	4,24—4,35
4,38—4,49	XIII	4,36—4,47
5,2—5,12	XIV	4,48—5,10
5,14—5,22	XV	5,11—5,20
5,24—5,33	XVI	5,21—5,30
5,34—5,41	XVII	5,31—5,39

5,42—5,49

XVIII

5,40—5,47

5,50—6,3

XIX

5,48—6,1

6,4 —6,12

XX

6,2 —6,10

Pronephric duct ends 6,42

Pronephric duct ends 6,37

The neurenteric canal begins at 6,48.

## Pronephros on the left side.

Vascular glomus begins at 3,9—

- VII { 3,22 } Nephrostome opening into coelom.  
       { 3,23 }  
       { 3,26 } The pronephric duct is solid in this region and  
       { 3,27 }     apparently degenerating.
- VIII { 3,28 } Small nephrostome opening to coelom.  
       { 3,29 }  
       { 3,36—3,38 } Tubule opens into coelom direct and into duct  
                   in 3,40.
- IX { 3,43 } Tubule distinctly arising from the open nephrotome  
       and opening into the duct at 3,49: there is appa-  
       rently a solid connection with the coelom at 3, 48.
- X { Tubule with nephrotomic opening at 4,3, and also at 4,6,  
       4,7 and 4,8.

## Pronephros on the right side.

Glomus begins 3,11—

- VII { 3,16—3,18 } Nephrostome and tubule.  
       { 3,21 } Another coelomic opening.  
       { 3,22 }
- VIII { 3,26 } Tubule opens to coelom direct and into duct at 3,31.  
       { 3,27 }  
       { 3,33 } A tubule passes off from the open nephrotome: it has  
               a separate opening into coelom at 3,36, and opens into  
               pronephric duct at 3,38.
- IX { 3,45—3,47 } A tubule passes off from open nephrotome: it  
       has a solid connection with coelom or lower end of  
       nephrotome at 3,49 and 3,50.
- X { There may be a continuous connection between duct and  
       nephrotome in this region: there are distinct traces  
       of a connection in 4,6 and 4,7.

## Embryo K.

Stained with Haematoxylin. Sectioned, and mounted upon seven slides having 51, 51, 51, 51, 51, 50 and 67 sections respectively.

## Body begins 1,4.

Left side		Right side
2,1 —2,17	Ear	2,1 —2,17
2,21—2,29	I	2,22—2,31
2,27—2,40	II	2,28—2,42
2,38—2,50	III	2,40—3,3
2,48—3,8	IV	3,1 —3,14
3,10—3,22	V	3,14—3,26
3,23—3,34	VI	3,27—3,38
3,35—3,45	VII	3,39—3,49
3,46—4,6	VIII	3,51—4,10
4,8 —4,20	IX	4,12—4,24
4,22—4,37	X	4,25—4,39
4,38—5,2	XI	4,41—5,4
5,4 —5,17	XII	5,6 —5,20
5,19—5,32	XIII	5,21—5,33
5,34—5,46	XIV	5,35—5,46
5,48—6,6	XV	5,48—6,6
6,7 —6,17	XVI	6,8 —6,17
6,18—6,26	XVII	6,18—6,27
6,27—6,36	XVIII	6,28—6,35
6,36—6,46	XIX	6,36—6,46
6,47—7,6	XX	6,47—7,6
7,7 —7,13	XXI	7,7 —7,14
Pronephric duct fuses with gut at 7,47		Pronephric duct fuses with gut at 7,44

Neurenteric canal extends from (7,54—7,61).

## Pronephros on the left side.

Glomus begins 3,26.

- VII { 3,38—3,40 First nephrostome opening to coelom.  
 { 3,44—3,47 Nephrostome (3,44—3,45) and tubule.
- VIII { 4,5 —4,9 Nephrostome at 4,6. Tubule opens to duct at 4,8.



- IX { 4,17—4,23 A tubule with nephrostome at 4,18, and communication with duct at 4,23.
- X { 4,28—4,37 Tubule opening into open nephrotome at 4,29, 4,32 and 4,35 (?) and into duct at 4,37.
- ? XI { 4,38—4,42 Rudiments of pronephric(?) tubule with more than one opening into nephrotome.
- Mesonephric tubules developing at 4,42?, 4,45.

#### Pronephros on right side.

- VI { Glomus begins 3,27.
- VII { 3,40—3,45 Nephrostome extending from 3,41—3,44.
- VIII { 3,50—4,2 Nephrostome 3,50 and 3,51 — tubule opens into duct at 4,2.
- VIII or IX { 4,8 —4,13 Tubule with nephrostome at 4,8 and 4,9: opens into duct at 4,12.
- IX { 4,23—4,28 Tubule with nephrostome opening at base of open nephrotome, and connected with duct at 4,28.
- X { 4,33— Tubule opens into nephrotome and duct. Difficult to decide how many branches.
- Mesonephric tubules at 4,43 etc.

#### Embryo L.

5 mm. long (not making allowance for cranial flexure).

Stained with Boraxcarmine (GRENACHER'S). Counted 23 mesodermic somites after clearing in xylol. Used 9 slides in mounting, having respectively 52, 52, 39, 39, 39, 39, 39 and 24 sections.

#### Body begins 1,4.

Left side of embryo		Right side of embryo
1,49—2,12	Ear	1,47—2,10
2,22—2,25 (degenerating)	I (degenerating)	2,18—2,24
2,24—2,36	II	2,25—2,35
2,37—2,48	III	2,36—2,46
2,49—3,8	IV	2,46—3,6
3,9 —3,21	V	3,6 —3,19
3,22—3,34	VI	3,20—3,32
3,34—4,7	VII	3,32 —4,3

4,7 —4,18	VIII	4,3 —4,15
4,18 —4,30	IX	4,15—4,26
4,30—5,4	X	4,26—4,39
5,4 —5,19	XI	5,2 —5,13
5,21—5,34	XII	5,13—5,28
5,34—6,10	XIII	5,28—6,2
6,10—6,22	XIV	6,2 —6,14
6,22—6,32	XV	6,14—6,24
6,32—7,3	XVI	6,24—6,34
7,3 —7,12	XVII	6,34—7,5
7,12—7,20	XVIII	7,5 —7,14
7,20—7,29	XIX	7,14—7,22
7,29—7,37	XX	7,22—7,30
7,37—8,7	XXI	7,30—8,1
8,7 —8,15	XXII	8,1 —8,9
8,15 —8,22	XXIII	8,9 —8,17
		8,17—8,23 ?

Heart begins 2,27; ends 3,20. Neurenteric canal 9,7—9,12. Gut begins 1,43; foregut ends 3,25.

#### The kidney on the left side.

Glomus begins 3,26.

- VII { 3,36—4,2 Traces of pronephric duct open to the coelom, —  
evidently a nephrostome.
- VIII { 4,6 Duct has narrow connection with the coelom at  
4,6 and 4,15.
- IX 4,26 Tubule with nephrostome opening to coelom.
- X 4,32—4,39 Tubule with a coelomic and nephrotomic opening.
- Pronephric duct fuses with gut at 8,33.
- See Plate 2 Figs. 24, 25, 26.

#### The kidney on the right side.

Glomus begins 3,23.

- VII { 3,34—3,36 — nephrostome.  
3,39—4,2 — nephrostome.
- VIII { 4,6 — small nephrostome.  
4,10—4,11 — tubule with nephrostome; opening into duct in  
4,13.
- IX { 4,21—4,26 — tubule (not fused with duct) having nephrotome  
opening at 4,21 and coelomic opening at 4,26.

X { 4,29—4,38 — tubules with opening into nephrotome and into  
duct at 4,33 and 4,38 respectively.

Pronephric duct fuses with gut at 8,32.

### Embryo M.

Stained with Boraxcarmine 72 hours. Mounted upon 9 slides each with 39 sections.

Body begins 1,4.

Left side of embryo		Right side of embryo
2,11—2,24	Ear	2,18—2,31
2,36—2,39 (deg.?)	I (deg.?)	?
3,1 —3,8	II	3,4 —3,10
3,10—3,19	III	3,11—3,20
3,20—3,28	IV	3,21—3,30
3,29—3,38	V	3,31—3,38
3,39—4,9	VI	3,39—4,12
4,10—4,18	VII	4,13—4,23
4,19—4,28	VIII	4,24—4,34
4,29—4,38	IX	4,35—5,4
4,39—5,9	X	5,5 —5,16
5,10—5,20	XI	5,17—5,27
5,21—5,32	XII	5,28—5,37
5,33—6,5	XIII	5,38—6,8
6,6—6,18	XIV	6,9 —6,20
6,19—6,29	XV	6,21—6,31
6,30—7,1	XVI	6,32—7,2
7,2 —7,10	XVII	7,3 —7,11
7,11—7,18	XVIII	7,12—7,18
7,19—7,28	XIX	7,19—7,27
7,29—7,37	XX	7,28—7,36
7,38—8,6	XXI	7,37—8,5
8,7 —8,14	XXII	8,6 —8,13
8,15—8,22	XXIII	8,14—8,21
8,23—8,29	XXIV	8,22—8,29
8,30—8,36	XXV	8,30—8,36
5,37—9,3		8,37—
9,4		

End of body 9,32.

Gut begins 2,4. Foregut ends 4,11. Heart 2,34—4,4.

Neurenteric canal 9,23—9,27. (Two gill-clefts open, two nearly open.)

Kidney on the left side.

Glomus begins 4,7.

- |      |              |  |
|------|--------------|--|
| VII  | 4,12—4,14    | First tubule opens by nephrostome into coelom.   |
| VIII | { 4,19—4,26  | Tubule leaves duct at 4,19; opens into coelom at 4,21 and again at 4,22.   |
|      |              |  |
| IX   | { 4,31       | Nephrostome opening at 4,31—4,33. Possibly a rudimentary tubule passing off from duct at 4,37. A distinct tubule passes from nephrostome at 4,31 to open into the duct at 4,39.                          |
|      |              |  |
| X    | { 5,1 to 5,8 | Incomplete tubule passes off from duct at 5,1. Tubule with coelomic opening at 5,5 and 5,6; open nephrotomic opening at 5,2 and 5,3; joins with duct at 5,6 and 5,7,                                     |
|      |              |  |
| XI   | { 5,10—5,19  | Signs of incomplete tubule extending from open nephrotome towards duct in 5,10 and 5,11. This is closely related with a tubule opening into nephrotome at 5,14 and 5,15, and into duct at 5,16 and 5,17. |
|      |              |  |
| XII? | { 5,20—5,30  | The nephrotome is not open in this region; there is a tubule opening into the duct with openings into the nephrotome in 5,22 and 5,26. This segment seems to show without doubt mesonephric tubules.     |
|      |              |  |

The pronephric duct is fused with the wall of the gut at 8,35 and behind this section.

Kidney on the right side.

Glomus begins 4,4.

- |      |             |   |
|------|-------------|---|
| VII  | 4,16—4,22   | Tubule with opening to coelom at 4,19.                            |
| VIII | { 4,28—4,31 | Tubule with opening to coelom at 4,28 and into duct at 4,31.      |
|      |             |   |
| IX   | { 4,37—5,1  | Tubule opening to coelom at 4,37 and into pronephric duct at 5,1. |
|      |             |   |

- X { 5,6 —5,11 Nephrostome at 5,6 and 5,7; tubule opens into duct at 5,11; probably the rudiments of a nephrostome also at 5,12.
- XI { 5,14—5,21 Tubule with openings into nephrotome at 5,14, 5,16 and 5,21, and into duct at 5,21.

Behind this region the tubules appear to be undoubtedly mesonephric, and open at 5,25, 5,28, 5,33, 5,36 into the nephrotome and duct.

The pronephric duct fuses with the gut wall at and after 8,35. (See Plate 2, 3 and 4 Figs. 27 to 53.)

### Embryo N.

Length measured along curved axis of body = 6 mm. (approx.).

Stained in GRENACHER'S Boraxcarmine.

Heart twisted. Tail distinct and tapering. Counted 23 + protovertebrae. Mounted upon 3 large slides having respectively 102, 96 and 126 sections.

Owing to the body-flexure it is now useless to attempt to determine the segments of the body in which the kidney tubules occur in this and subsequent embryos. This embryo (N) is about the same age as, or a little older than, the preceding embryo.

Gut begins 1,33. Neurenteric canal 3,110—3,116. Heart begins 1,59; ends 1,101.

The pronephric duct has a solid connection with the gut on both sides from 3,79 to 3,82.

In this embryo the position of the kidney is:

### Left side.

- VI? Glomus begins 1,61.
- VII { 1,63—1,69 Signs of a rudimentary tubule which does not reach the duct.
- VIII { At 1,70 { Nephrostomes of two tubules which open  
and 1,74, 75 } into the duct at 1,72.
- IX { 1,84 and 1,85. Nephrostome at 1,84; tubule opens into the duct at 1,85.
- X { 1,93—1,99 Nephrostome at 1,94—1,96 of a tubule opening into pronephric duct at 1,99.
- X { 2,2—2,5. The nephrostome (2,2—2,4) of a tubule which opens into the lower end of the open nephrotome; the tubule joins with the duct at 2,4 and 2,5.

- XI { 2,7—2,10 Nephrostome opening into coelom; very short (incomplete?) tubule.  
 2,13—2,19 At 2,14—2,16 a nephrotome opening of a tubule which opens into the duct at 2,18.  
 XII? 2,22—2,27. Tubule opening into duct and nephrotome.  
 The tubules behind this are undoubtedly mesonephric.

Right side.

- VI? { Glomus begins 1,61.  
 Trace of pronephric duct and tubules at 1,59, 1,61 and 1,62.  
 VII 1,63—1,67 Nephrostome of a tubule at 1,67.  
 VIII { 1,72—1,79 Tubule with opening into duct at 1,74; nephrostome at 1,77 and 1,78.  
 IX { 1,81—1,86 Tubule with opening into duct at 1,84 and 1,85; nephrostome at 1,84 and 1,85.  
 X { 1,90—1,99 Tubule with opening to coelom at 1,94 and 1,95, and into duct at 1,96.  
 XI { 2,3—2,10 Tubule having a nearly shut off nephrostome at 2,3 and 2,4; joins with the duct at 2,9.  
 XII { 2,12—2,18 Nephrostome opening into lower end of open nephrotome at 2,13 and 2,14. The tubule does not reach the duct.

Undoubtedly mesonephric tubules at 2,22, 2,32, 2,38 and 2,43.

The arrangement of the tubules with respect to the body-segments is only provisional. If it is the true one, it would help to confirm the view that in the region of segments X, XI and XII the wide lower end of the nephrotome has at first no connection with the general coelom, but that a connection is gained later, and that this change is followed — after a much longer interval of time — by a closing off of these nephrotomes from the coelom at least in XI? and XII.

Comparison of the kidney in embryos I, J, K, L, M, N. These embryos range over a period extending from the time when the developing *Chrysemys* has 18 protovertebrae, up to the time when segmentation has practically reached the posterior end of the body. The development of the pronephric duct can be followed in these embryos: the duct on each side growing further and further backwards until it reaches the gut and gains a connexion with it in the region of the neurenteric canal.

The relations of the pronephric duct to ectoderm and endoderm are discussed later.

Before going into details about the pronephros, it is necessary to recall the fact that the determination of the exact body-segment in which any portion of the kidney is situated becomes increasingly difficult as we pass to the later embryos M and N and all subsequent stages, on account of the fact that the embryos are no longer straight, but have acquired a curved form. Hence, if in sectioning, the plane of the sections in the front region of the trunk is perfectly transverse, the sections further back will be oblique and vice versa. So that to get a continuous series of transverse sections the individual sections ought to be wedge-shaped.

Furthermore — at the front end of the body the anterior protovertebrae (immediately behind the ear) show signs of degeneration. It seems unlikely however from an examination of the tables preceding the description of the kidney in these embryos that more than one protovertebra becomes appreciably reduced in size, although in embryo N the second protovertebra on each side also shows signs of degeneration.

In embryos I—M there arises in segment VI a vascular outgrowth which projects into the coelom and which has every appearance of an external glomerulus or "glomus". This vascular projection can be traced backwards as a continuous structure into segment VII and beyond, although its appearance and relations to the coelom become modified along with the modifications which affect the pronephros in its posterior region. The beginning of this vascular outgrowth is so constantly associated with segment VI, that I have been led to regard its position opposite the seventh apparent segment of embryo N as due to oblique sectioning and not to any alteration in position, viz. backward shifting of the vascular structure, although it may be that this embryo has reached the stage when the pronephric traces in segment VI are disappearing. With regard now to the extent of the pronephros, the tubules of this organ are found (in embryo I) with certainty in segments VII, VIII and IX, and imperfectly differentiated in X; in embryos J, K and L in segments VII, VIII, IX and X; and in the case of embryos M and N in segments VII, VIII, IX, X and XI, although the anterior tubules are becoming degenerate. Again, since the tubules in segments X and XI may open into the nephrotome (instead of to the coelom direct) and since the nephrotome tends to become closed

off from the general coelom in some places, it becomes difficult to say with certainty whether a tubule is pronephric or mesonephric. This difficulty arises not only because of the slight gradational change from posterior pronephric to anterior mesonephric tubule, but also from the fact that all the pronephric tubules are not contemporaneous, and that long before the last pronephric tubule is clearly differentiated, the first mesonephric tubules are also almost as far advanced in development.

There is no indication of a shifting backwards of the tubules.

As is to be expected in a structure like the pronephros — where degeneration is occurring — there is a certain amount of variation of the kidney tubules in individuals of similar age; in no case could I distinguish a metameric arrangement with one or two tubules to each segment, but there were many cases in which tubules were situated intersegmentally. However, the later embryos show a closer approximation to metamerism (one tubule to each segment) than do the earlier ones, owing probably to the suppression of intersegmental tubules.

On account of the changes which take place in the nephrotome region when metamerism becomes established in the anterior portion of the body, the tubules occurring intersegmentally always open into the coelom direct, and not into the lower end of the nephrotome.

In segments VII, VIII and IX the tubules always open into the coelom, although there are in segment IX indications of the tubules situated in the middle of the segment tending to open into the lower end of the nephrotome. In the earlier embryos in X and in the later embryos in both X and XI the tubules more often open into an open nephrotome or into a nephrotome which becomes open at a later stage, than is the case in segment IX.

In segments IX and X tubules with a single opening into the pronephric duct often have more than one opening into the coelom or nephrotome. We will leave the probable explanation of the condition of the pronephric tubules in these embryos until we have examined some later stages.

Some later embryos which I examined, and which I distinguished as O, P, Q, R and S, have the mesonephros developed and much more prominent than the pronephros.

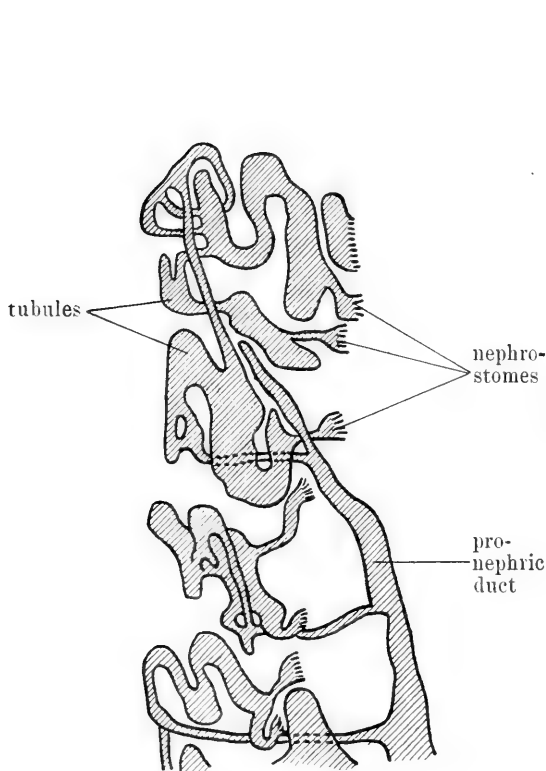
As I propose to deal with the mesonephros in *Chrysemys* in another paper, I will describe the condition of the pronephros in these embryos very briefly.



## Embryo O.

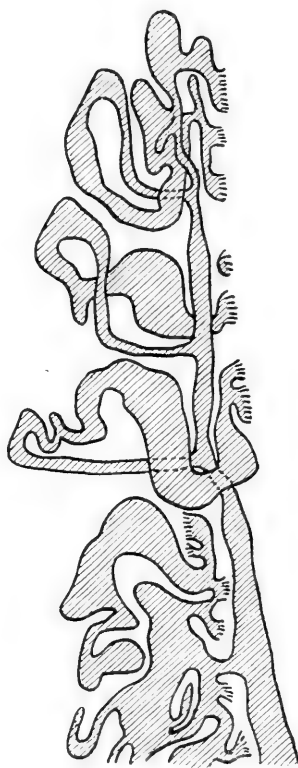
*Chrysemys marginata* removed from blastoderm. Stained with EHRlich's Haematoxylin for 72 hours and mounted on 8 slides having respectively 58, 60, 60, 75, 65, 52, 52 and 48 sections. Owing to the flexure of the body it is practically impossible to determine the body-segments in which the individual pronephric tubules occur, but I have attempted to do this by reference to the position of the pronephric tubules in younger embryos.

I made a diagrammatic representation of the front end of the kidney on each side, although in this there was no attempt made to show the relative length and breadth of the tubules, but merely to determine their relations to each other: since the region of each



Textfig. A.

Diagram of the anterior end of the left kidney (pronephric portion) in Embryo O.



Textfig. B.

Diagram of the anterior end of the right kidney in Embryo O.

tubule nearest the pronephric duct is very thin and in some cases (at the posterior end of the pronephros and anterior end of the mesonephros) still solid, it is necessary to make diagrams of the kidney of a number of embryos before I can hope to obtain an accurate representation of the pronephros in these later embryos.

#### Kidney on left side.

Sections 4,12—4,14 passed through the 6th spinal nerve.

Sections 5,36 and 5,37 passed through the 10th spinal nerve.

The front end of the pronephros (tubules) is cut through in section 4,20. Glomus begins at 4,20.

VII	{ 1st tubule (degenerating)	opens at 4,27—4,32
VIII	{ 2nd tubule	has nephrostome at 4,34 and 4,35
	{ 3rd tubule	. . . . . 4,37
IX	{ 4th tubule	. . . . . 4,44 and 4,45
X	{ 5th tubule	. . . . . { 4,50 and 4,51
		. . . . . { 4,62 and 4,63
XI	{ 6th tubule	. . . . . { 4,65 to 4,68
		. . . . . { 4,72 and 4,73

Behind this region the tubules appear to be undoubtedly mesonephric (see Textfig. K).

#### Kidney on right side.

Glomus begins 4,22

Kidney tubules begin 4,23

VII	{ 1st tubule	has a nephrostome opening 4,27—4,29
VIII	{ 2nd tubule . . . . .	at { 4,34
		and { 4,37 to 4,39
IX	{ 3rd tubule . . . . .	(isolated) 4,45 {
		and 4,49 }
X	{ 4th tubule . . . . .	4,54 {
		and 4,56 }
XI	{ there are nephrostomes (mesonephric?) at	{ 4,64
		{ 4,69
		{ 4,73
		{ 5,1 etc.

The body-segments in the above embryo are numbered by reference to the earlier embryos (see Textfig. L).

## Embryo P.

This embryo was about the same age as embryo O. The condition of the kidney is very similar to that of the last-mentioned embryo, and the gradual transition from pronephros to mesonephros is shown in Textfig. M.

The glomus also is seen in the process of change to form the glomeruli of the mesonephros.

Stained with EHRLICH's Haematoxylin and mounted upon 8 slides having respectively (52, 49, 52, 52, 52...) sections.

Left side. — Glomus begins 3,11.

1st tubule (degenerate) nephrostome	3,21—3,24
2nd tubule has nephrostome . . .	3,28—3,31
3rd . . . . .	3,34—3,35
4th . . . . .	3,44 and 3,45 } 3,49 and 3,50 }
5th . . . . .	4,7 } 4,9 —4,11 }
6th . . . . .	4,15—4,18
7th . . . . .	4,21—4,23 } and etc. }

Right side. —

Glomus begins 3,12.

Nephrostomes at 3,26; 3,27; 3,33; 3,37; 3,41; 3,47; 4,2, 4,5 etc.

I have not yet determined whether the last two or three nephrostomes open into closed coelomic spaces or not: the distinction between a pronephric and a mesonephric tubule in this region is difficult to define. In fact one may safely say that to draw a hard and fast line between posterior pronephric tubules and anterior mesonephric tubules in this and similar *Chrysemys* embryos is impossible.

## Embryo Q.

Stained as before with Haematoxylin; mounted upon slides each having 4 rows of 13 sections.

Kidney and glomus first cut across on each side at 3,48.

Nephrostomes on left side at 4,10?; 4,11; 4,20; 4,26?; 4,29;  
4,34; 4,38; 4,46; 4,51 etc.

and on right side at 4,13; 4,20; 4,27(?); 4,30; 4,39;  
4,47; 5,2 etc.

## Embryo R.

The pronephros presents a condition similar to that found in embryo Q, — the embryos not differing very much in age.

## Embryo S.

This embryo was somewhat older than the preceding ones.

In it the pronephros appears as a degenerate much reduced structure at the front end of the mesonephros, into which it gradually merges. The glomus is very much reduced.

## Embryos O—S

show the pronephros in various phases of degeneration.

The above description of them has been given in order to illustrate important changes in the late pronephros.

These changes may be summarized as follows:

1. The pronephric tubules undergo great increase in length accompanied by complicated twisting.

2. There is evidence of subdivision of the original pronephric nephrostomes so that the tubules come to have more than one coelomic (or nephrotomic) opening.

3. The changed relations of the vascular supply and the gradational change from the pronephric to the mesonephric condition is apparent from an examination of Textfig. M.

These drawings are diagrammatic representations (traced in outline with the aid of a camera lucida) of successive sections taken through the front region of the kidney of embryo P.

4. The tendency of the glomus to become subdivided; also the tendency of the branches of the glomus to fuse with the somatic mesoderm in the region of the nephrostomes whereby the latter no longer open into the coelom direct.

The further discussion of the later condition of the pronephros will be deferred until the vascular supply in all these embryos has been dealt with.

### The development of the Pronephric duct in *Chrysemys marginata*.

FELIX speaks of the pronephric duct (primäre Harnleiter) as composed of the following parts:

1. The portion which joins together the pronephric tubules — this he distinguishes as the “Sammelgang”.

2. The succeeding portion — which he says is almost always of mesodermal origin, and which he consequently calls the “mesodermale Endabschnitt”. This may extend back to the cloaca, or (3) may intervene.

3. The “freie oder ectodermale Endabschnitt” — a portion of which may be derived from the ectoderm (Selachii and Amniotes).

*Chrysemys* embryos show that the front portion of the pronephric duct (Sammelgang), which extends in the earlier stages of the development of the pronephros over segments VI, VII and VIII is formed from a continuous groove of the lateral plate mesoderm, not by the fusion of the distal ends of the anterior pronephric tubules (cf. RÜCKERT, v. WIJHE, C. RARL, WHEELER and BRAUER). Closure of this groove in places gives rise to pronephric tubules; distally it does not close, and thereby gives rise to a continuous pronephric duct in the region of segments VI, VII and VIII.

Thus the pronephric tubules are formed in connection with this part of the pronephric duct at the same time and from the same rudiment (primitive kidney groove). DEAN (*Bdellostoma*) says the duct is formed after the pronephric tubules.

In segments IX and X at least (and possibly in segment XI also) the rudiment of the pronephros appears before the tubules as a solid cord of cells continuing backwards without break from the duct in segments VI, VII and VIII. The duct in this region also shows early traces of connection with the mesoderm at intervals, and at a somewhat later stage this mesodermal connection becomes a continuous one. The duct in segments VI to XI is always clearly differentiated from the ectoderm.

See Plate 1 and 2 Figs. 8, 9, 10, 17, 18, 19.

At a still later stage the continuous connection between duct and mesoderm in segments IX and X becomes interrupted, the persisting connections giving rise to pronephric tubules.

In the region behind the pronephros we find the duct arises as a cord of cells between ectoderm and mesoderm: this grows gradually backwards towards the posterior end of the body, as detailed in the preceding account.

The three interesting points in connection with this backward growth will be dealt with in turn:

1. How is the backward growth of the duct effected?

There is no doubt that the mesoderm plays a prominent part in this growth because the ectodermal and mesodermal layers are differentiated by the stain, — the mesoderm assuming a much deeper tint: this property is shared by the duct also (see Plate 2 Figs. 17, 21).

Furthermore, there is no direct evidence that the duct grows backwards independently; the extreme posterior end consists of a few loosely scattered cells which do not suggest a process of active cell-division in this region; whereas the evidences of a cellular connection between duct and underlying mesoderm are numerous in segments XI, XII and XIII etc. Again, the somatic mesoderm of the nephrotome in these segments has a definite outline except in the intersegmental regions, where the outline is ill-defined and where it seems quite likely that cells pass off to reinforce those which already constitute the developing duct.

In some embryos which I examined the posterior end of the duct consisted of a flat mass of cells between ectoderm and mesoderm, as yet quite unarranged, but in later embryos arranged in the form of a solid cord of cells.

If there be a proliferation of the somatic mesoderm at the intersegmental regions (as my sections seem to indicate) there is no definite cellular connection between duct and mesoderm in segments XI, XII and XIII until after the time when the duct has grown back past these segments. This is exactly the condition in segments IX and X of the pronephros also. It certainly seems as though mesoderm cells break off from the somatic mesoderm between successive somites and thereby participate in the growth of the duct: this process is exactly what we might anticipate — the attempt to form a primitive kidney groove in a region where the environment has changed.

Thus my examination of *Chrysemys* embryos led me to regard the backward growth of the duct as effected not so much by independent growth, but by proliferation mainly from the intersegmental regions of the somatic mesoderm, whereby the pronephric duct rudiment is augmented.

## 2. Does the ectoderm take any part in the duct formation?

The only evidence favouring this view is to be found in the region extending from about XIII to about XX.

Casual observation of the earlier stages led me to believe that

an ectodermal participation was probable, but an examination of older embryos minimized this belief.

The ectoderm is distinctly grooved in the region immediately above the growing duct (Plate 1 Fig. 16), and since the somatic mesoderm lies close beneath the ectoderm, the duct between comes to lie in the ectodermal groove above mentioned. Further, since the cells at the posterior end of the duct are not at this stage arranged in a solid cord, they present the appearance of merging into the ectoderm above.

In all cases the cells of the duct can be distinguished from the ectoderm both by their deeper stain and by the arrangement of the nuclei, the nuclei of the lowest ectoderm cells having an epithelial arrangement. But the most important evidence against an ectodermal participation in the duct formation is to be found in embryos with 18 or more protovertebrae. In these embryos the ectodermal groove is quite distinct, its contour is unbroken, and the duct is not only differentiated by staining deeply (like the mesoderm below), but in many sections at the extreme posterior end of the duct, mesoderm and duct are undeniably fused, and can be no further distinguished from each other.

In embryos with 23 protovertebrae the duct reaches back on each side to the gut, and fuses with the gut wall in the region of the primitive streak (viz. at the lips of the former blastopore), where mesoderm cells are being actively proliferated from endoderm, and where it is impossible to cells differentiate endoderm from mesoderm cells.

The point of fusion of duct with gut wall in the primitive streak region is an important clue to the explanation of the meaning of the opening of duct into cloaca. So far as I am aware this point has not been noticed in any other vertebrate: its observation is rendered easy in *Chrysemys* owing to the comparatively late persistence of the neurenteric canal etc.

The problem of the fusion of the duct with the gut is thus a simple one in *Chrysemys*, and the fact that the region of fusion is common to both mesoderm and endoderm explains the opening of pronephric duct into the cloaca in a simple and not unexpected manner (see Plate 2 Fig. 24, 25, 26).

Thus the evidence for an entirely mesodermal origin of the pronephric duct in *Chrysemys* is overwhelming as regards the front and hind ends, and the contiguity of duct and ectoderm for a time

only (in the region of segments XIII to XX approx.) is the only evidence against our regarding the duct as wholly derived from the mesoderm.

3. Is that part of the pronephric duct behind the pronephros to be regarded as of the same nature as the duct in the region of the pronephric tubules?

FELIX argues that this is the case in many Vertebrates, and speaks of tubules and duct as the „Gesamtanlage“ of the pronephros. It is necessary only to trace the stages of development of the pronephric duct in *Chrysemys* to satisfy oneself that the pronephric duct behind the region of segments IX and X of the pronephros develops in exactly the same way as it does in these segments. There is absolutely no break in the continuity of the parts which FELIX calls respectively „Sammelgang“ and „mesodermale Endabschnitt“ and so the distinction is unnecessary.

Thus we find:

In front part of functional pronephros — (segments VII and VIII) the kidney rudiment is a groove anteriorly and a solid outgrowth from the somatic mesoderm behind: from this rudiment both duct and tubules are simultaneously differentiated.

In hinder region of functional pronephros (segments IX, X, XI?, XII?) the duct seems to be a direct backward projection of the solid outgrowth; this is presumably reinforced from the mesoderm; later the duct fuses either completely or at intervals with the mesoderm and from this fusion the hinder pronephric tubules arise later.

The development of the pronephric tubules in order, from before backwards, is also found in other animals (*Pristiurus*, *Myxinoids* etc.). In the region behind the pronephros the duct is formed first, the tubules however suffer an arrested development (longer than in the posterior pronephric region), with the result that when they do appear they meet with a changed environment and become not pronephric, but mesonephric, structures.

The important factor in producing this changed environment in the kidney region behind the pronephros is a rotation of the parts, — outwards dorsally and inwards ventrally, resulting in:

a) a relatively changed position of the duct, viz. from being dorsal to the tubules it becomes ventro-lateral in position;

b) an increase in length of the nephrotome region by the addition



of a portion of the lateral plate region of the general coelom, and so the tubule openings instead of being coelomic become nephrotomic.

The bearing of these changes upon the kidney ontogeny is discussed in the portion of this paper dealing with theoretical considerations.

The development of the lumen in the pronephric duct takes place from before backwards; in an embryo with 18 protovertebrae the lumen has extended back to a region a little behind the XVIII<sup>th</sup> protovertebra; in an embryo with 23 protovertebrae the lumen is found as far back as protovertebra XXI; and in an embryo with 26 protovertebrae the lumen extends to about segment XXIII.

Thus the evidence of the pronephric duct development in *Chrysemys* points to a homodynamous urinary organ, the anterior part of which is pronephros and the succeeding part mesonephros, the development proceeding similarly and without break from before backwards, the tubules suffering a more arrested development the further back along the urinary organ we pass.

### The blood supply of the developing kidney in *Chrysemys marginata*.

#### Embryos A and B.

No dorsal aorta or blood-vessels to the kidney yet formed.

#### Embryos C—H.

Dorsal aortae present and extending laterally outwards to the splanchnic mesoderm (see Plate 1 and 2 Fig. 14, 15, 16, 17).

The dorsal aortae seem to extend out lateralwards into the nephrotome region or into the region immediately beneath the nephrotome.

#### Embryo I.

On the left side blood-vessels pass off from the dorsal aorta to the kidney in sections:

3,31—3,32

4,16

4,19

4,25

and on the right side in:

3,38  
4,7, 4,8?  
4,16—18  
4,25

### Embryo J.

The aorta appears to extend to the kidney from 3,9—3,20 continuously on each side, and again from 3,22—3,26 on left side 3,22—3,25 and 3,28—3,30 on right side.

### Embryo K.

The dorsal aorta gives off branches to the kidney in sections:

Left side	Right side
3,26—3,32	3,27—3,30
3,34—3,38	3,33—3,35
3,43—3,46?	3,39—3,45
3,48—4,1	3,48—4,1
4,3 —4,8	4,5 —4,11
4,15—4,19	4,14—4,17

### Embryo L.

Left side	Right side
3,25	3,26
3,29	4,3, 4,4
4,2, 4,3	4,7, 4,8
4,18—4,20	4,20—21
4,35	4,26
4,36	4,29?

### Embryo M.

Left side	Right side
4,12	4,8 —4,16
4,16	4,23—4,28
4,19	4,32 and 33
4,23	4,35?
4,26	4,37, 38 and 39
4,32 and 33	5,1—3
4,35	5,13
5,2	
5,19	

## Embryo N.

Left side	Right side
1,64—66	1,63—64
1,69—71	1,69
1,74—78	1,72—1,73
1,82—85	1,75—80
1,96—98	1,86—88
2,4 — 7	1,92
2,12—13	1,97—99
	2,2 — 5
	2,10—12?

## Embryo O.

In embryo O and the three following embryos the more posterior aortic branches are mesonephric.

Left side	Right side
4,23—24	4,27—28
4,30—31	4,40—41
4,34—35	4,47
4,41—42	4,53—55
4,48?	4,58—59
4,58—60	5,12—13
5,5	5,39—40
5,8 —10	
5,15—16	

## Embryo P.

Left side	Right side
3,13	3,16
3,28	3,23—24
3,32?	3,30
3,43—44	4,6?
4,38, 39	4,21—22
4,44—45 etc.	4,32
	4,37—38
	4,41—42

## Embryo Q.

Left side	Right side
3,51?	
4,11	3,48—49
4,21—22	4,13—14
4,42?—44	4,24—25
4,48	4,31—32
5,11—12	4,42—43
5,33—34	5,11—12
5,38	5,34—35
6,4 etc	5,38
	5,51
	6,15, 16?
	6,39 etc.

## Embryo R.

Left side	Right side
4,31?	4,14
5,3—4	4,20
5,11	4,30—31
5,28	5,2
5,40—41	5,9
	5,21
	5,39
	5,49
	5,55

## Embryo S.

No signs of aortic branches to the degenerate pronephros.

The blood-supply in *Chrysemys* is interesting as helping to establish additional testimony to the theoretical conclusions arrived at in this paper.

The following points are of importance:

1. The blood-vessels arise at a later ontogenetic stage than do the tubules, and develop from before backwards.

2. There is no convincing proof that the aortic branches have any relation to the metamerism in the anterior region of the pronephros, although signs of an arrangement related to the body-segments is noticeable further back.

3. With the degeneration of the pronephros the degeneration of the aortic branches occurs *pari passu*.

4. The development and atrophy of the blood-supply to the pronephros is retarded on the right side as compared with the left side.

5. There is evidence that in its earlier stages the blood-supply to the pronephros is in the form of a continuous structure on each side of the aorta.

Textfig. C consists of a series of diagrams drawn with the aid of a camera lucida from successive sections of the anterior end of the left kidney of embryo P. The gradual change in position of the vascular structure supplying the kidney as one passes from pronephros to mesonephros is interesting; also the subdivision of the vascular tissue into branches, and the preliminary subdivision of the coelom in the region around the vascular tissue by fusion of vascular branches with the somatic mesoderm in regions lateral to the nephrostomic openings of the tubules. Thus one may roughly distinguish:

a) an anterior region where the glomus is external and freely projecting into the coelom (Textfig. C 1—17).

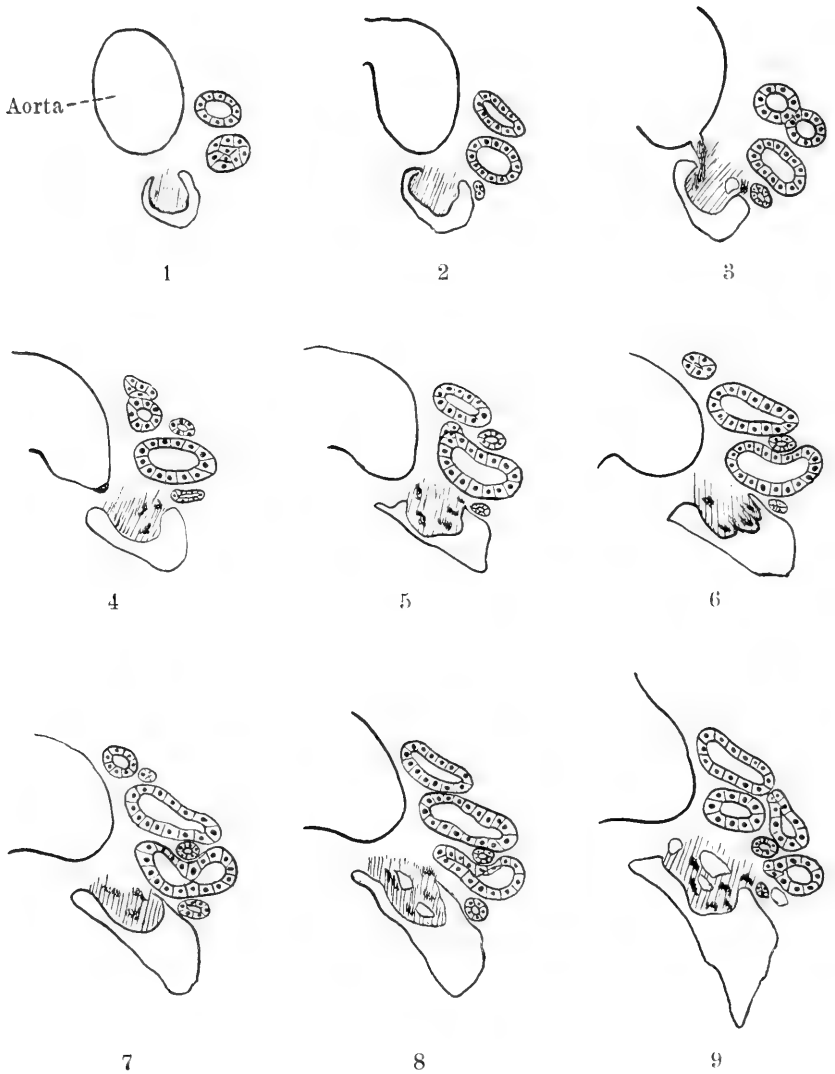
(cf. the condition in *Petromyzon* WHEELER),

b) a middle region in the post- pronephric region (Textfig. C 18—35), where the subdivided glomus shows internal and external glomeruli, and

c) the mesonephric region posteriorly, where the vascular tissue is becoming subdivided into internal glomeruli only (Textfig. C 36—50).

A strong argument in favour of the transition above mentioned is that in no Vertebrate embryo where so-called "internal" and "external" glomeruli occur do we find the external glomeruli extending as far back as the internal glomeruli do. In fact it is only in the cases where pronephros passes into mesonephros without break that "inner pronephric chambers" and consequently "internal glomeruli" have been described (viz. Myxinoidea, Teleosts, Ganoids, ? Gymnophiona).

It seems obvious that the primitively non-metameric glomus will become affected by metamerism the more dorsal (relatively to the coelom) it becomes, provided it experiences an "arrested" development in the mesonephric region — and this is the case in *Chrysemys* and many other animals.



Textfig. C (1-9).

Textfig. C (1-50). A series of diagrams of successive sections of the anterior end of the left kidney of Embryo P, showing the gradual transition from pronephros to mesonephros. The vascular tissue has been shaded, and the blood-corpuscles shown as black patches. Diagram 1 is taken from section 3,11, so that diagram 14 will represent section 3,24. Note the change in the position of the nephrostomes as one passes from the anterior to the posterior end of the pronephros.



10



11



12



13



14



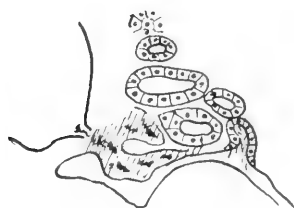
15



16



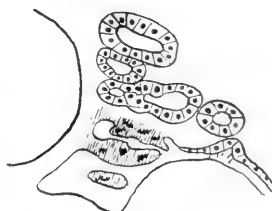
17



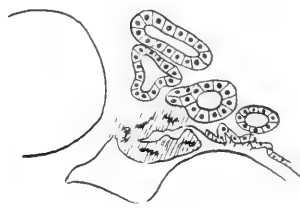
18



19



20



21

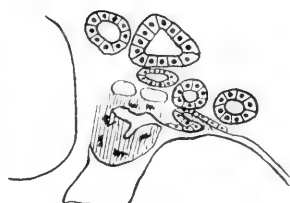
Textfig. C (10—21).



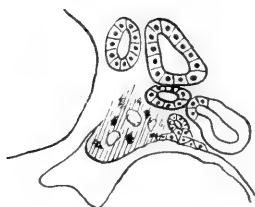
22



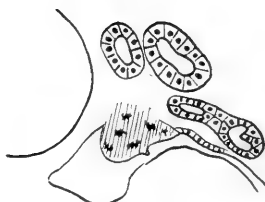
23



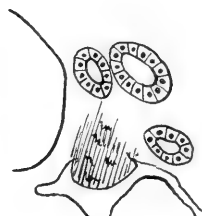
24



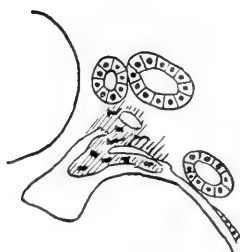
25



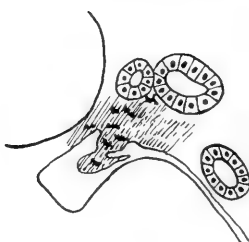
26



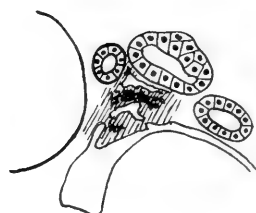
27



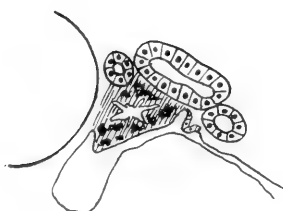
28



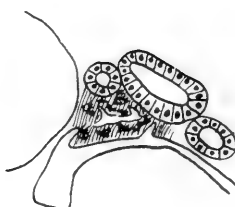
29



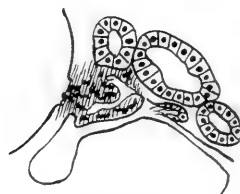
30



31



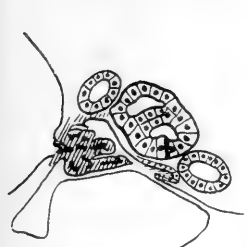
32



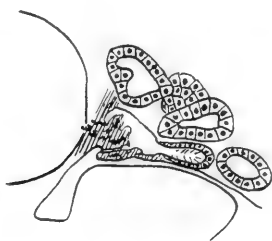
33

Textfig. C (22—33).

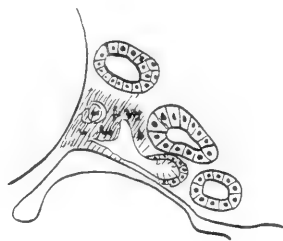




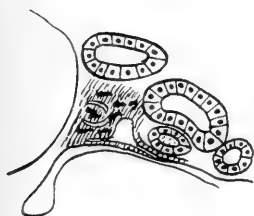
34



35



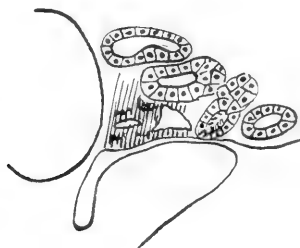
36



37



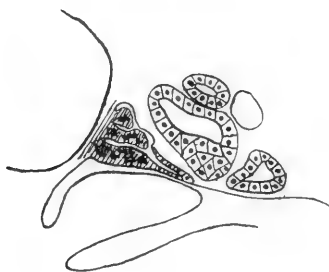
38



39



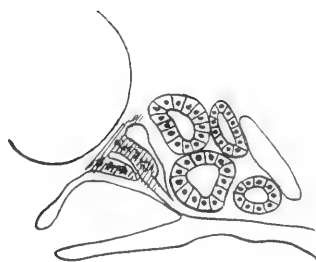
40



41

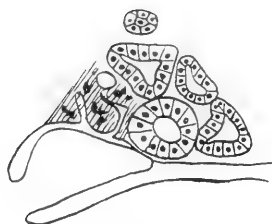


42

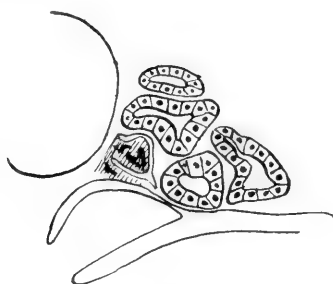


43

Textfig. C (34—43).



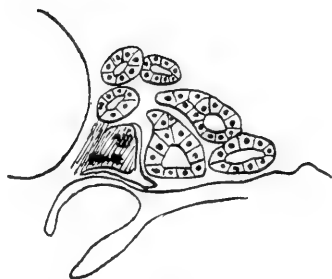
44



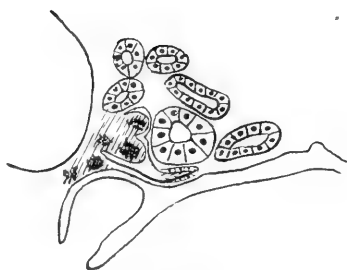
45



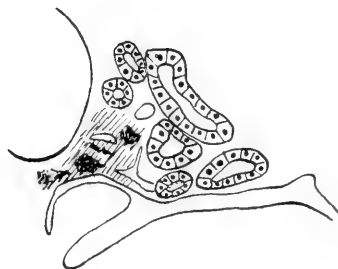
46



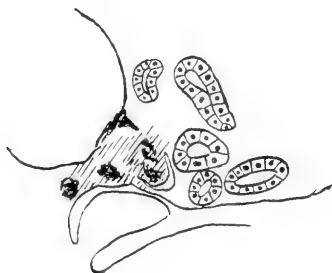
47



48



49



50

Textfig. C (44—50).

Evidence of work on pronephros of *Chrysemys* in relation to present views.

The existence of such excellent summaries of the literature dealing with the ontogeny of the Vertebrate kidney as those of RÜCKERT (1891), FIELD (1891), WHEELER (1900), FELIX (1906) and the more recent work of RABL (1908) renders it inexpedient for me to attempt such a summary. I shall take the summary of FELIX and, without in any way desiring to deprecate his work or his views, trust to show that his theoretical interpretation of kidney development fails to explain conditions which undoubtedly exist in the different vertebrate groups.

I think we can gather from a careful study of FELIX'S views that he has based them very largely upon the condition in Selachii, Ganoids, and Gymnophiona, and that he has perhaps been imbued with certain preconceived ideas by his researches upon the kidney development in Teleosts. It is quite possible that the interpretation of the development in Gymnophiona is not correct, and that it should be interpreted as I have done for *Chrysemys*. Again, there is plenty of evidence to show that the conditions in *Chrysemys* are not exceptional: some of this evidence I will attempt to adduce.

FELIX supposes that the pronephros is formed from the nephrotome (Ursegmentstiele) region of the body-somites; that metamerically arranged evaginations (Hauptkanälchen) arise from the nephrotome (one in each segment); and that these fuse at their outer (distal) ends and so form a duct or "Sammelgang". Both the "Sammelgang" and the tubules are included in the pronephros (Gesamtanlage der Vorniere), which extends in Myxinoids, Teleosts, Ganoids (probably), Amphibia (probably), Dipnoi and Petromyzontes along the whole coelom with the exception of the extreme front end.

In Selachii and Amniotes the pronephros is more or less shortened and so another structure, the "freie Endabschnitt", is developed behind the pronephros — in various ways — and so connects pronephros with exterior.

The „Hauptkanälchen" and the part of the nephrotome between its proximal end and the coelom (Ergänzungskanälchen) together form a complete pronephric tubule, the other portion of the nephrotome (between protovertebra and the opening of the Hauptkanälchen into the nephrotome) atrophying sooner or later.

Furthermore, the Ergänzungskanälchen may or may not become

differentiated into an upper small swollen "inner pronephric chamber" (inneres Vornierenkammerchen) and a lower "nephrostomal canal" (primäres Nephrostomalkanälchen) (see FELIX (30), Fig. 43 a—c).

Into the inner pronephric chambers project "internal glomeruli" as in the mesonephros, and there may also be "external glomeruli" projecting into the coelom between the pronephric nephrostomes and the Radix mesenterii.

a) Evidence that the anterior pronephric tubules do not arise from the nephrotome.

There seems to be no doubt — either in the earlier embryos where the precise limits of the nephrotome are not established, or in the somewhat later embryos in which the position of the nephrotome is well established — that the primitive kidney groove in *Chrysemys* is at first a hollow outgrowth from the somatopleuric mesoderm of the lateral plate. It is also clear that the primitive condition of this groove is disguised very early, for we find it in the condition of a solid outgrowth from the somatic mesoderm very frequently in the posterior region of the pronephros in *Chrysemys*.

GOETTE also finds a hollow groove-like rudiment of the pronephros, which FELIX explains away as follows: "Bei *Bombinator igneus* giebt GOETTE keine solide Anlage des Vornierenwulstes, sondern eine Ausfaltung der Somatopleura an, dieser Widerspruch erklärt sich leicht aus dem Umstand, daß GOETTE nicht die allerjüngsten Entwicklungsstadien beobachtet hat."

It seems almost unnecessary to remark that if the groove was there at all it needs explanation, and that this cannot be done by refusing to recognise any results which do not fit in harmoniously with theoretical views which are still tentative.

SHIPLEY (1888) derives the pronephros (in the lamprey) from a groove in the parietal peritoneum. The groove closes later and leaves four or five openings which become the pronephric ciliated funnels or nephrostomes.

GOETTE (1890) confirms the fact that the rudiment of the pronephros in the lamprey consists of a groove-shaped evagination of the somatopleure (somatic mesoderm).

The origin of the pronephric rudiment in *Chrysemys*, from the somatic mesoderm of the lateral plate and not from the nephrotome, is in complete accordance with the researches made on the kidney of many other Vertebrates. Perhaps the divergence of views on this matter arises to some extent from a failure on the part of some

people to appreciate the exact meaning of the term "nephrotome" or "intermediate cell mass". SEDGWICK was the first to discover this structure, which he called (in the chick) the intermediate cell mass. It consists of the somatic mesoderm and splanchnic mesoderm which connect the protovertebrae (Ursegmente) with the mesodermal lining of the general coelom (Seitenplatten). In a preliminary paper (22) I stated that the kidney rudiment arises from the nephrotome in *Chrysemys*, yet all my figures in that paper tend to show that the pronephric part arises from the lateral plate mesoderm. This error arose from the fact that I had not at the time examined rather later stages with sufficient care, otherwise I should have seen that the somatic mesoderm lateral to the anterior pronephric tubule openings never becomes part of the nephrotome. I am indebted to Prof. SEDGWICK for correction on this point. These two mesodermal layers which form the nephrotome may or may not be separated by a cavity; in the anterior region of the body, where the metamerism is well marked, the nephrotome is invariably a metameric structure.

Moreover, the evidence that the pronephric tubules arise from the lining of the general coelom is overwhelming.

In Myxinoids the figures of PRICE confirm this statement.

SHIPLEY and GOETTE independently observed this in the developing lamprey.

BALFOUR stated, before the nephrotome had been discovered, that the pronephros arises from the lining of the coelom.

Observations on the development of *Scyllium canicula* have convinced me that this is the case in Selachii.

FELIX's figures for Teleosts and Ganoids; WHEELER's figures for *Petromyzon* (1899); SEMON's (1901) for Dipnoi; and MOLLIER's (1890) and FIELD's (1891) work on Amphibia all point quite clearly to the lateral plate origin of the pronephros. See also RABL (1908) for lizard and bird.

Thus for Amphibia FELIX writes (relying upon the work of FIELD):

"Auf dem Querschnitt scheint der Vornierenwulst in der ersten Anlage aus 3 Zellenreihen zu bestehen, während das übrige Mesoderm nur 2 Zellenreihen aufweist. Die höchste Erhebung des Wulstes liegt etwas lateral von der Grenze zwischen sekundärem Ursegment und Seitenplatte."...

The later development of those cases such as *Hypogeophis* (BRAUER, 1902), in which the tubules appear to arise from the nephrotome,

also tends to prove that these same tubules more closely exhibit the mesonephric rather than the pronephric condition.

FELIX is not altogether satisfied with his statement that the pronephric tubules are derived from the nephrotome for he says:

“Das Hauptkanälchen entwickelt sich aus einer soliden oder hohlen Ausstülpung der Somatopleura (somatic mesoderm) des Ursegmentstieles, welche Ektoderm und kaudalwärts gerichtet ist; Ausnahmen 1. die Ausstülpung geht von Somato- und Splanchnopleura aus (Teleostier), 2. die Ausstülpung geht scheinbar von der Somatopleura der Seitenplatte aus, weil der Ursegmentstiel nicht gegen die Seitenplatte abgegrenzt ist oder später in dieselbe aufgenommen wird (Myxinoiden, Batrachier).”

If the region spoken of as nephrotome (Ursegmentstiel) is not differentiated from the lateral plate mesoderm, and is not segmented, there is no valid reason for applying the term nephrotome to it at all.

Without at this time pursuing the matter further I think that we may distinguish pronephric tubules as those which arise from the lateral plate mesoderm and mesonephric tubules as those which arise from the nephrotome.

b) The evidence that the anterior pronephric tubules and pronephric duct are developed from the same rudiment, and that the duct is differentiated as early as the anterior pronephric tubules and earlier than the posterior pronephric tubules.

The above condition has already been noticed in the preceding account of the kidney development in *Chrysemys*.

In Myxinoids (PRICE) most of the pronephric tubules are bound together from the start by a solid longitudinal connection (Längsstrang).

In *Lepidosteus* BEARD describes (1889) the pronephric rudiment in the region of the 4th to the 8th or 9th body-segment as a solid mass of mesoderm directed towards the ectoderm. Similarly for *Amia calva*.

In Selachii there is a divergence of opinion. Some authors state that the rudiment of the pronephros consists of a row of successive somatopleuric thickenings of the mesoderm of the ventral portion of the protovertebrae (Ursegmenten). I have examined sections of the Dogfish, and am quite convinced that the thickening is a continuous non-metameric one, and that it arises from the lateral plate mesoderm,

not from protovertebra or nephrotome. FELIX gives RABL's version thus: "Jede Verdickung stellt die Anlage eines Hauptkanälchens dar; da die einzelnen Ursegmente unmittelbar aufeinander folgen und durch keinen irgendwie in Betracht kommenden Zwischenraum voneinander getrennt sind, so bilden die Vorwölbungen der einzelnen Segmente einen kontinuierlichen Wulst, den Vornierenwulst" (solid cell-knob BALFOUR, 1878).

v. WIJHE (1889) says that in *Pristiurus* the duct and the tubules are formed together (in continuity) in the mesoderm, though RABL (1896) practically refutes this.

With regard to the Amphibia FELIX quotes as follows:

"Zunächst wird der Vornierenwulst gebildet, eine kontinuierliche, solide Verdickung des Mesoderms, welche sich bei allen genau untersuchten Batrachiern gleichmäßig über mehrere Segmente erstreckt, auch über solche, in welchen sich später nur der Harnleiter ausbildet (MOLLIER, 1890, FIELD, 1891)."

As regards the Teleostei the description of FELIX is quite different to anything found in other Vertebrates, and although the Teleosts are very specialized I am not inclined to agree that FELIX's interpretation is the true one. The objections to his interpretation are:

1. The rudiment of the pronephros (in a trout embryo 26 days old) is stated to arise at a time before somatic and splanchnic layers are apparently differentiated.

2. The so-called rudiment is found in a different region to that in which the development of the pronephros in other Vertebrates occurs.

Thus FELIX says: "Die einzelnen Kanälchen sind nicht dorsalwärts gegen das Ektoderm, sondern median- und ein wenig ventralwärts gerichtet; sie erscheinen infolgedessen als direkte Fortsetzung der Seitenplatte, sowohl der Somato- als der Splanchnopleura."

3. The origin of the pronephric rudiment from both somatic and splanchnic mesoderm, instead of from somatic mesoderm only, is again quite unknown in other Vertebrates.

4. In FELIX's (30) figs. 67b and c, 68 and 70 the term "primäre Vornierenfalte" is given to structures which are not homologous, the term being used in the earlier figures for what appears to be the intermediate cell mass.

Is it not more probable that the "primary pronephric fold" of FELIX, — which is, from the first, an unsegmented continuous

structure developed from the somatic mesoderm — is the first rudiment of the pronephros?

No doubt FELIX's wide knowledge of the pronephros led him to record his observations on Teleosts after very careful confirmation, but I think the exceptional nature of his results requires further work on the Teleosts.

There is no need to adduce proof of the cranio-caudal direction of pronephros growth. In Myxinoids onwards this method is not deviated from. But if — as most authorities agree — the pronephros was formerly much more extensive in Vertebrates (RÜCKERT, WIEDERSHEIM etc.) the statement that its growth takes place in this direction is paramount to admitting that the change which goes on whereby the typical pronephros is shortened and its nature disguised, is a change which proceeds from behind forwards. It is this important process of change, which affects kidney development in such a way as to cause a rotation of the kidney duct from a dorsal to a lateral position, and causes the pronephric tubule nephrostomes to shift from a lateral to a median position owing to an increase in the extent of the nephrotome at the expense of the general coelom, that I shall discuss in detail later.

The observation that the pronephric duct is formed before the posterior pronephric tubules, is a proof that we cannot distinguish between pronephric and mesonephric tubules by saying that the former open into the duct from the start and the mesonephric open in secondarily. The development of the pronephric duct in *Chrysemys* precedes the development and differentiation of the posterior pronephric tubules, and to a much greater extent precedes the establishment of the mesonephric tubules.

The time and order of development of the tubules are similar in Myxinoids (*Bdellostoma* PRICE), *Chrysemys* etc.

With regard to the caudo-cranial process. FELIX, quoting PRICE, writes:

“Bei den älteren Embryonen (Stadium B von PRICE) ist die Loslösung der Vornierenkanälchen vom Cölom bis zum 29. Segment kranialwärts vorgeschritten.”

Again, with regard to the development of the Trout embryo FELIX writes:

“Erstens löst sich die primäre Vornierenfalte im Bereiche des 6.—7. Ursegments von der Seitenplatte ab, der abgelöste Teil setzt



kranialwärts den mesodermalen Endabschnitt des primären Harnleiters fort, etc."

c) The evidence that the pronephric tubules are not metameric.

At no time in the development of *Chrysemys* is the pronephros a metameric structure. This is important, and certainly strengthens the theoretical view that the pronephros and duct arise from a continuous primitive groove of the body cavity lining, which becomes closed at intervals, the remaining parts becoming tubules and the distal continuous part persisting as a duct.

Other evidence of this kind is furnished by:

SHIPLEY (1887) concludes that the pronephros of the Lamprey has not a metameric origin. WHEELER (1899) however supports quite the opposite view.

PRICE says that the pronephros of *Bdellostoma* is metameric except in the segments 11—20. RÜCKERT and RABL state that the pronephros in the Dogfish is metameric: on examination of *Scyllium* embryos of various stages I am not prepared to believe that the pronephros in Selachii is segmental, and I am certain that anyone who consults the only papers already published upon this subject will be disinclined to accept such a fundamental statement as proved upon the evidence available. The work of RÜCKERT, VAN WIJHE, and RABL implies that some doubt existed in their minds as to where the protovertebra ends and the nephrotome begins; also they did not distinguish clearly between nephrotome and lateral plate region. In my observations I have been guided by SEDGWICK: the nephrotome region is segmental, the lateral plate region is not.

GREGORY (1900) examined embryos of *Aromochelys* and *Platypeltis*: an examination of this author's results tends to show that the kidney in these forms develops much less regularly than does the kidney of *Chrysemys* (and *Chelone*). The author gives the pronephric segments as from 4—10, and states that there are from 7 to 14 pronephric tubules. The mesonephros is said to reach forward to the 6<sup>th</sup> segment; the mesonephric funnels which lie in the pronephric region open into the coelom. I have tried to find some relation between her account and my own, and I think that she must regard the pronephric tubules which open into the lower end of the nephrotome as mesonephric, otherwise I see no signs of pro- and mesonephros overlapping in my specimens. Furthermore, from Miss GREGORY's figures I feel convinced that she has made the same mistake which other workers upon kidney

development have made, in that she has regarded the degenerating traces of the anterior nephrotomes as incipient mesonephric tubules. This mistake is pardonable when we recall the fact that a portion of each mesonephric tubule is derived from the nephrotome.

In Ganoids and Teleosts again the pronephros is stated to be metameric.

Thus there is abundant evidence of departure from the metameric condition in the pronephros. What is the explanation of this? The phenomenon of metamerism pervades the embryonic organs from before backwards and from above downwards. It may extend to the ventral middle line (*Amphioxus*) or extend down to the lateral plate region only (other Vertebrates). At the same time the kidney in the region below the nephrotome in the anterior region of the body, and in the nephrotome region itself posteriorly, is developing at a different rate. Does not the metamerism or non-metamerism of any region of the pronephros depend upon its relative rate of growth as compared with the rate of backward and downward progress of metamerism? Thus we should expect to find any region of the pronephros not affected by segmentation which is differentiated before this latter process, or conversely, if metamerism has made its impress felt upon any region before the kidney is differentiated, the pronephros will be segmented.

Thus the anterior pronephric structures in *Chrysemys* tend to exhibit less metamerism than do the posterior ones, because the progress backwards of the phenomenon of metamerism is more rapid than is the development and differentiation of the kidney posteriorly.

PRICE found that the pronephros of *Bdellostoma* is non-segmental anteriorly.

In Selachii, Myxinoids etc. the mesonephric tubules are at first metameric: this must naturally be the case since a portion of the nephrotome — an undoubtedly metameric structure — takes part in their formation.

Owing to the fact that mesonephric tubules comprise a portion of the nephrotome we find mesonephric tubules described as 1) formed from retroperitoneal mesenchyme, JUNGENSEN (1894), FELIX (1897b), 2) from peritoneal ingrowths from the coelom, FÜRBRINGER (1878), VIALLETON (1890), WHEELER (1900).

If the kidney formation (pronephric part) were phylogenetically a later process than metamerism it is obvious that the typical condition of the pronephros would be metameric.

The pronephros being in so many animals evanescent and often not functional, irregularities in the nature of precocious or arrested development will naturally occur.

The phenomena which later affect the metamerism of the kidney also effect, and may obliterate, the metamerism of the muscles, etc.

d) Evidence that the pronephric duct is of mesodermal origin.

FELIX states that Selachii and Amniotes have an "ektodermalen Endabschnitt". From the observations upon the pronephric duct in *Chrysemys* I have been led to the conclusion that it is formed entirely from the mesoderm, although the duct, in its middle region only, is contiguous with the ectoderm during a part of its growth. There is no doubt as to its isolation from the ectoderm in its posterior region.

PRICE concludes for *Bdellostoma* that the posterior region of the segmental duct is apparently formed in exactly the same way as is the anterior end. WHEELER (93) finds that in *Petromyzon* also, the whole of the pronephric duct is of mesodermal origin. In spite of the statements to the contrary by several authorities with regard to the entirely mesodermal origin of the duct in Selachii, there is much evidence to show that the ectoderm takes no part in its formation. It is probable that the real proof of the ectodermal origin of the pronephric duct (in its hinder region) would be the presence of a thickening of the ectoderm, due to active proliferation, in the posterior region of the trunk near the cloaca, into which the hinder end of the developing pronephric duct completely merges. In the figures of those writers who feel so sure about the ectodermal participation, there is no evidence of a thickening of the ectoderm such as we should expect to see. On the contrary, in Dogfish embryos where the duct has almost reached the cloaca, the former is absolutely distinct from the ectoderm and closely associated with the mesoderm.

Whether the same is true for the only other doubtful cases, viz. the Mammalia, must remain an open question for the present.

### The relations of pronephros to mesonephros in *Chrysemys*.

The most important point which the early development of *Chrysemys* brings out is the relation between pro- and mesonephros.

There is no appreciable break, in either the time of appearance

or the position in the body, of the posterior part of the pronephros and the anterior part of the mesonephros. The mesonephros does not overlap the pronephros, nor is there a space between the end of the pronephros and the beginning of the mesonephros. The posterior pronephric tubules unite secondarily with the pronephric duct in exactly the same way as do all the mesonephric tubules, and the only essential differences between a posterior pronephric and an anterior mesonephric tubule are due to the fact that the former develop in a region of the body which is not so appreciably changed by the "rotation" factor to be described later, as is the posterior region of the body in which the mesonephric tubules develop.

Thus we have the following structural gradations: — antr pronephric tubules — with nephrostomes opening into the general coelom laterally to the nephrotome: the glomus hangs freely into the coelom.

postr pronephric tubules — with nephrostomes opening into the general coelom when situated in the region between two segments, or into the open nephrotome when situated in the region opposite a protovertebra. The nephrotome communicates with the coelom, and the glomus now comes to hang into the nephrotome and to show signs of subdivision.

antr mesonephric tubules — the nephrostomes always open into the shut off nephrotomes, the latter containing portions of the divided-up glomus which tend to fuse with the nephrotome wall in places and so form smaller chambers (Malpighian capsules), each containing a glomerulus: into the capsules open at a later date nephrostomes derived presumably from the subdivision of the original nephrostomes.

The condition in *Chrysemys* tends to prove that the pronephros and mesonephros are not separate dyshomodynamous structures, but merely differentiated yet homologous regions of the same organ, which differ owing to their subjection to unlike environmental influences.

That there is evidence of a close relation between pro- and mesonephros is shown by the difficulty of distinguishing between pro- and mesonephric tubules in many other Vertebrates. Thus it has not been definitely decided whether the entire excretory system of the adult *Myxine* is pronephric only, or whether the posterior region is mesonephric. From the structure of the posterior tubules one would be inclined to speak of them as mesonephric — in which case PRICE says there is no difference in the development of what

become anteriorly the pronephric tubules of the adult, and of what become the mesonephric tubules posteriorly.

From considerations of the same nature FIELD was led to speak of a "holonephros", and ROULE & AUDIGÉ (1908) to speak of a "mononephros".

Furthermore, it is quite easy to see that those animals with mesonephric tubules having persistent nephrotomic openings to the coelom exhibit an intermediate condition between the true pronephric and the true mesonephric condition, for they have the lower end of the nephrotome open — viz. the nephrostomal canal, whilst the upper swollen part of the persistent nephrotome becomes the Malpighian body.

This explains the condition met with in Selachii, Ganoids etc.

The closure of the nephrostomes is effected by a fusion of the vascular glomus with the somatic mesoderm at a place lateral to the tubule openings. WIEDERSHEIM foreshadowed this explanation in a paper on the urinary development of Crocodilia and Chelonia: his theoretical conclusions were not generally accepted as probable because his earliest embryos were already too old for a thorough enquiry into the development of the pronephros. I am quite satisfied that WIEDERSHEIM's embryos did show the pronephros, although it was in its later stages.

Assuming that we have accurately set forth the evolution of the mesonephric condition from the more primitive pronephric the explanation of outer pronephric chambers etc. becomes easy. Outer pronephric chambers will occur only in the anterior region of the coelom, where the nephrotome is very short and does not include that part of the somatic mesoderm in which the pronephric nephrostomes are situated. So that the dorsal region of the coelom in the front part of the pronephros is the homologue of the swollen nephrotome regions or Malpighian capsules of the mesonephros. Both tend to become shut off in further growth and specialization of the coelom, the result being that the outer pronephric chambers have in some cases narrow connections with the rest of the coelom (Pseudonephrostomalkanälchen of Ganoids, FELIX), whereas the homologous regions in the mesonephros are represented by the nephrostomal canals. The posterior region of the pronephros in *Chrysemys*, Ganoids and Gymnophiona presents an intermediate condition between that found in front and behind it: the nephrotome region has now become elongated and swollen; the metamerism is only just beginning

to affect the newly-acquired region of the nephrotomes and divide it into chambers widely open to the coelom (inner pronephric chambers); the glomus too is only partially subdivided, but sufficiently so to give origin to the term "internal pronephric glomeruli". If further specialized and subdivided and their coelomic connections longer, the inner pronephric chambers would become Malpighian capsules, and their coelomic passages nephrostomal canals.

The structures found at the front end of the kidney in Ganoids etc. seem to be explained in this way. But to many the best evidence that pro- and mesonephros are merely conditions of a homodynamous structure are such statements of FELIX as the following:

„Aus diesen Darstellungen folgt wohl ohne weiteres, daß man vielleicht das einzelne Kanälchen, sei es nun Vornieren-, Urnieren- oder Nachnierenkanälchen, einigermaßen bestimmt charakterisieren kann, daß es aber unmöglich ist, eine solche Charakteristik auf eine ganze Summe von Kanälchen auszudehnen, welche in einer Vorniere, Urniere oder Nachniere vereinigt sind.“

The factors in the evolution from pronephros to  
mesonephros in *Chrysemys*.

1. The arrested development of the tubules.

From a consideration of the order of appearance of the tubules it is clear that it is only in the anterior region of the pronephros (in *Chrysemys*) that the tubules are differentiated at the same time as the pronephric duct. Behind this region — in the posterior part of the pronephros and throughout the mesonephros — the tubules do not join the duct until some time after the duct has extended beyond them in its growth. If we consider, and there is reasonable supporting evidence, that the kidney in its pronephric condition extended through practically the whole length of the coelom back to the cloaca, we are compelled to admit that the majority of the tubules have suffered an arrested development.

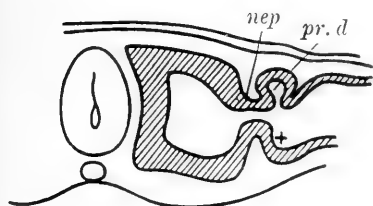
Whether this changed time of tubule formation is the cause of the morphological modification of the tubules which suffer an arrested development (as compared with typical pronephric tubules) is not quite clear, but it would seem that it is the environment which affects both morphological structure and time of appearance of the tubules.

Thus the structure of the right and the left kidney is not quite identical, probably because the early development of the left kidney proceeds for a time slightly in advance of that on the right side. (see Tables of Embryo A—J).

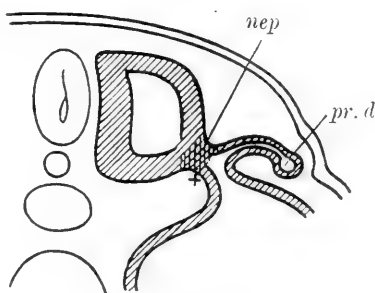
PRICE finds this condition in Myxinoids; also FELIX (in Trout) says the „Vornierenfalte“ is slightly further forward on the right side than on the left.

2. The environmental variation in different regions of the kidney.

This variation can be traced to a slight rotation of the posterior part of the pronephros (through an angle of  $90^\circ$  approximately) a much greater rotation of the mesonephros, and perhaps a still greater twist for the metanephros.



Textfig. D.



Textfig. E.

Textfig. D. This diagram illustrates the relations to each other of coelom, pronephric duct (*pr. d*) and tubule, and nephrotome (*nep*) in the typical pronephric condition.

Textfig. E. This diagram illustrates the relations to each other of coelom, pronephric duct (*pr. d*) into which passes a mesonephric tubule, and nephrotome (*nep*) in the mesonephric condition. The nephrotome region is now increased by addition from the coelom, and the tubule opens into it.

If then we could superimpose the positions of pro-, meso- and metanephros, we should have pronephros most ventral, mesonephros more dorsal, and metanephros most dorsal. This rotation will affect the relative position of the pronephric duct, of the nephrostomes and also the relative extent of the nephrotome. The diagrams in Textfigs. D and E will make this more intelligible.

The diagrams serve roughly to illustrate the changes described above. Thus the pronephric duct in Fig. E is ventrolateral to the tubule but dorsal in Fig. D. The nephrostome in Fig. E opens into the coelom direct whilst in Fig. D it opens into the nephrotome,

and can only gain connection with the coelom by means of the part of the nephrotome which has been added in the change from pronephric to mesonephric condition. (This connection remains open in the front part of the mesonephros in many forms and is called the nephrostomal canal.)

By a still further progress of this change we can understand how metanephric tubules are dorsal relatively to the mesonephric.

Again, with regard to the blood-supply, the aorta causes a bulging out of the splanchnopleure in the region marked + in Fig. D.

This same position in Fig. E is also marked by a cross +, but whereas in Fig. D it projected into the coelom, in Fig. E it projects into the nephrotome. Hence the typical condition of the blood-supply in the pronephros is an "outer glomerulus", and in the mesonephros an "inner glomerulus".

A condition arising from this change is that the posterior pronephric tubules have their nephrostomes opening more median in position than have the anterior ones. This has been shown not only in *Chrysemys* but in *Chelone* (WIEDERSHEIM). MAAS (*Myxine*) finds the pronephric tubule nephrostomes arranged in two rows, in which the lateral row of nephrostomes predominates anteriorly and the median one posteriorly. RABL (1896) describes the rotation in *Pristiurus*. FELIX in his account of RABL's work says:

"Ursegment, Ursegmentstiel und Seitenplatten lagern zur Zeit der Vornierenentwicklung annähernd in einer Fluchtlinie. Der Ursegmentstiel läuft von der lateral und ventral liegenden Seitenplatte zu dem medial und dorsal gelegenen Ursegment; dabei ist der Stiel nicht genau quer gerichtet, sondern schief, seine Verbindung mit dem Ursegment liegt mehr kranial, seine Verbindung mit der Seitenplatte mehr kaudal. Bis zum Einsetzen der Urnierenentwicklung behält die Seitenplatte ihre Lage bei, das Ursegment aber wird verlagert, zunächst passiv nach außen durch die zwischen Medullarrohr und Ursegment sich einschiebenden Mesenchymzellen, zweitens vergrößert es aktiv seinen dorsoventralen Durchmesser und schiebt infolgedessen seinen ventralen Abschnitt, welcher in den Ursegmentstiel übergeht, zwischen Ektoderm und Seitenplatte ventralwärts vor. Da die Seitenplatte ihre Lage beibehält, muß der Ursegmentstiel durch diese Umlagerungen um 90° gedreht werden und dadurch horizontal zu liegen kommen, er verbindet sich infolgedessen nunmehr auf seiner medialen Seite mit der Seitenplatte, auf seiner lateralen mit dem Ursegment. Durch diese Drehbewegung ändert



sich auch die Lagebeziehung des primären Harnleiters zum Ursegmentstiel. Solange er als Ausführungsgang der Vorniere funktionierte, lag er unmittelbar lateral vom Ursegmentstiel, nach der Drehung wird er von demselben überlagert und liegt jetzt an der ventralen Seite derselben."

FELIX finds this process going on in the developing Trout (Forelle). Speaking of the developing pronephros he says:

"Später verschieben sich dorsaler und ventraler Abschnitt, der dorsale wandert lateralwärts, der ventrale medianwärts, so daß beide Abschnitte nebeneinander zu liegen kommen und das Pseudovornierenkanälchen nicht mehr abwärts, sondern medianwärts umbiegen muß, um die Vornierenkammer zu erreichen." What FELIX speaks of as the "inner pronephric chamber" is the swollen lower end of the nephrotome.

Before leaving this "rotation" factor we must add that the amount of rotation is not uniform in each body-segment. So far as I am able to judge at present it is at the front and hind ends of the segment that the rotation is least, and in the middle of each segment that the rotation is greatest. This statement is tentative, since I have not as yet pursued this matter very far, and so I leave it for the present sub judice.

This unequal rotation in each segment I have observed in the pronephros of *Scyllium* and *Chrysemys*: if it is universally true, it explains many statements that the supporters of the SEDGWICK-FIELD theory were unable to account for.

The result of this uneven rotation in the body-segments containing the posterior part of the pronephros is, that whereas any tubules opening at the front or hind end of the segment would open direct to the coelom and so be typically pronephric, the middle tubules in the same segment would open into the nephrotome and so appear to be mesonephric. Thus pronephros and mesonephros might appear to overlap, e. g. *Pristiurus* (RABL 1896) and *Chelonia* (GREGORY 1900) etc. It also may explain the statement that when pronephric and mesonephric tubules appear in the same segment the former are anterior to the latter.

3. The effect of metamerism on the developing kidney. The results of metamerism in any animal will depend upon:

a) Whether the process of metamerism starts before, at the same time as, or after the process of kidney growth.

b) Whether the two processes develop at an equal or a different rate.

With regard to (a) I will deal with the case of *Chrysemys* only. Here the kidney growth (if we judge by the duct) slightly precedes the process of metamerism. Hence we should expect to (and do) find that the pronephros, at least its anterior portion, is non-metameric. The conditions may not be the same for other animals.

With regard to (b) a reference to Tables A—J shows that the rate of advance of the metamerism is greater than the rate of advance of kidney growth: hence the posterior part of the body becomes segmented before the kidney has extended back to the cloaca.

Thus we should expect to find some parts of the kidney (post. region of pronephros perhaps) affected by the metamerism, and also the whole length of the mesonephros. Add to this the fact that the nephrotome (which is metameric in most of the trunk segments of the body) takes part in the formation of the mesonephric tubules, and we account for the early condition of the mesonephros in the Dogfish.

But the metamerism is not a permanent condition, since at an early stage in development it begins to lose ground (more particularly in the posterior region of the body). Hence the non-metameric condition of the posterior end of the mesonephros and of the metanephros in most animals.

What I have said about the influence of environmental factors upon the tubules themselves applies also to the blood-supply, and thus we may account for the condition of the glomus or the glomeruli in the kidney in different Vertebrates. This matter I must however defer until I deal with the mesonephros in *Chrysemys*. Two other questions which must be left at the present stage are:

a) The later changes in structure of the pronephric nephrostomes. Subdivision probably occurs. FELIX says that in the Amniote pronephros no further differentiation of the tubules occurs, but the evidence of *Chrysemys* does not bear this out. See also MAAS (1897), PRICE *Myxine* (Stage C).

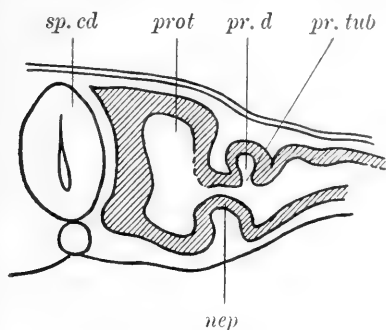
b) The changes occurring in the lower end of the nephrotomes. Does this region become swollen in each segment so that the successive spaces form an overlapping series? The evidence of *Lepidosteus*, *Ichthyophis*, *Chrysemys* etc. renders this probable, and so leads up to the condition in the posterior mesonephros and in the metanephros.

## Theoretical.

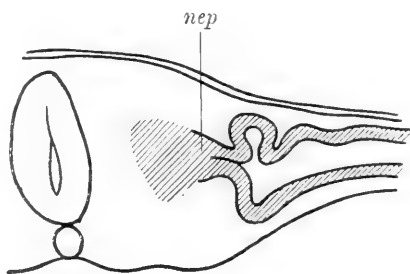
It is of course useless to formulate a theory of the evolution of the kidney based upon the examination of one species only.

The following theoretical considerations apply not only to *Chrysemys* but also — so far as I am able to judge at present, — to the kidney development in the Dogfish, Chick, Crocodile and *Lepidosteus*.

Pronephros and mesonephros are both conditions of the same organ, and differ because the tubules of which they are composed for the most part develop at different times and therefore meet with a different environment when they do appear.



Textfig. F.



Textfig. G.

Textfig. F. Notice that in this figure the pronephric tubule nephrostome opens into the general coelom, the nephrotome being confined to the region between protovertebra and nephrostome. *d. ao* dorsal aorta. *gl* glomus. *gls* glomerulus. *ms. t* mesonephric tubule. *nep* nephrotome (containing in some sections a cavity—the nephrocoel). *neph* nephrostome. *pr. d* pronephric duct. *pr. tub* pronephric tubule. *prot* protovertebra with myocoel. *sp. cd* spinal cord.

Textfig. G. This diagram shows the pronephric condition between two segments. Although the nephrotome cavity is absent the pronephric tubule is not precluded from opening into the coelom.

Textfig. F shows diagrammatically the relations of a typical pronephric tubule to the protovertebra, to the nephrotome and to the general coelom, at an early date.

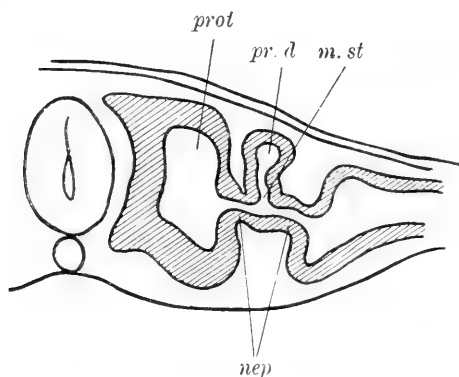
Textfig. G represents the condition of a pronephric tubule which occurs in the region between two body-segments.

Textfig. H indicates the relations of a mesonephric tubule — an outgrowth from the somatic mesoderm of the nephrotome. Its changed relations are due to the fact that more of the coelom (viz

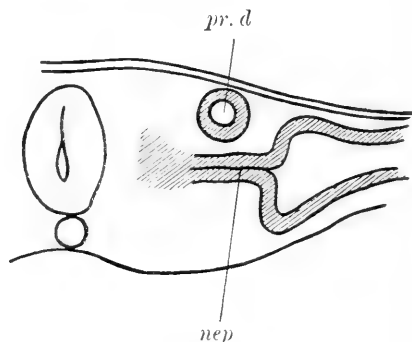
a portion lateral to the nephrostome) has become included in the nephrotome.

Textfig. I shows the mesonephric condition intersegmentally where the duct is free from the underlying mesoderm.

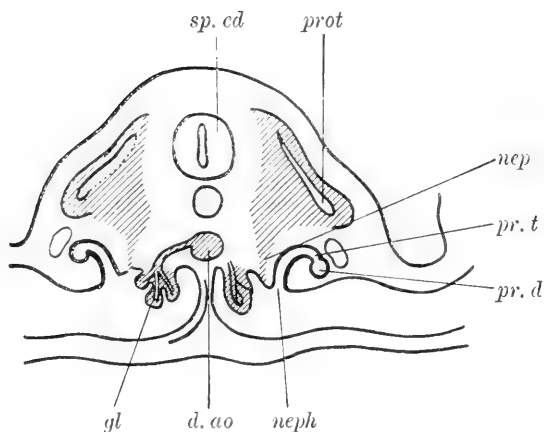
Textfigs. J and K represent the later condition of pronephros and mesonephros with the blood-supply also indicated.



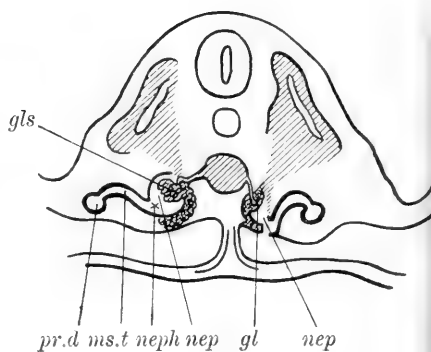
Textfig. H.



Textfig. I.



Textfig. J.



Textfig. K.

Textfig. H. This figure shows how nephrotome encroaches upon the general coelom, and so produces the mesonephric condition.

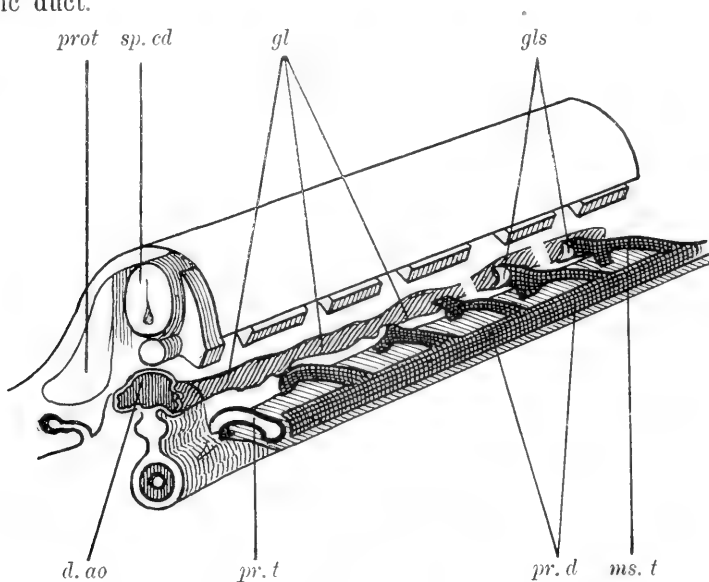
Textfig. I. The diagram illustrates the impossibility of the formation of mesonephric tubules intersegmentally.

Textfig. J. The later pronephric condition.

Textfig. K. The mesonephric condition is shown on the left in this figure, the transitional stage on the right.

In Fig J (right side) the glomus is simple, unbranched, and separated from the nephrostome of a pronephric tubule by the remains of the nephrotome. On the left side the subdivision of the glomus is shown, and a bloodvessel supplying it from the aorta.

Textfig. K shows (right side) a pronephric tubule in the posterior region of the pronephros opening into the coelom just where the nephrotome opens. The glomus now projects into the enlarged lower end of the nephrotome, and since this space is segmental the glomus will be represented in it by an internal glomerulus. The tendency of the lower end of the glomus to fuse with the somatic mesoderm beyond the nephrostome is also shown. On the left side in this figure the relations of a typical mesonephric tubule are indicated, — glomerulus, Malpighian capsule, and tubule opening into the pronephric duct.



Textfig. L. Model showing the transition from pro- to mesonephros.

Textfig. L is a modification of one of FELIX'S excellent diagrams. It attempts to illustrate the change from the pronephric to the mesonephric condition.

### Summary and conclusions.

1. The rudiment of the kidney in *Chrysemys* is in the form of a continuous "primitive kidney groove" arising as a somatopleuric

evagination of the mesoderm of the lateral plate region. This primitive condition is less evident further back (in the middle region of the pronephros) where it assumes rather the form of a solid thickening of the somatic mesoderm. From this rudiment arise by later modification both the anterior kidney tubules and the front part of the pronephric duct. There is evidence that the "primitive kidney groove" extended further forward in the ancestors of *Chrysemys* since remains of this organ are found as far forward as segment III.

2. The pronephric duct is of mesodermal origin, although contiguous with the ectoderm for some distance in its middle region: inter-segmental proliferations of mesoderm probably reinforce its backward growth, though the rudiments of the duct appear before these proliferations reach it in any particular region.

3. The appearance of the duct precedes the appearance of the posterior pronephric tubules by a short, and the anterior mesonephric tubules by a longer, interval.

4. The pronephros attains its fullest development in segments VII—X and probably extends into segments XI and XII (?) also.

5. The pronephric duct passes into the gut in the region of the primitive groove (blastopore). It becomes hollow from before backwards.

6. The mesonephric tubules appear without any appreciable break in time, and no break in space, behind the pronephric: their difference in structure is entirely due to the different environment.

7. The difference in the mesonephric rudiment (as compared with the homologous pronephric) is due to a rotation of both duct and kidney structures: this rotation through an angle of more than  $90^\circ$  changes the position of the pronephric duct from a dorsal to a lateral position relatively to the pronephros and also results in a change in position of the mesonephric tubules so that they become dorso-median with respect to the duct; the nephrostomes likewise from being ventral and coelomic become median and nephrotomic. This rotation is not of equal extent in the individual segments being most complete in the middle of each segment, and less pronounced at the ends.

8. There is evidence that the original pronephric nephrostomes divide up into a number of smaller ones and so tend to multiply the number of nephrostomes to a tubule: this tendency in the mesonephric tubule is the probable cause of the so-called secondary,

tertiary, etc. mesonephric tubules. The region of the nephrotome into which each mesonephric tubule opens becomes enlarged to form a malpighian capsule.

9. The vascular supply to the anterior region of the kidney is in the form of a continuous outgrowth from the aorta, and this projects as a glomus into the coelom. The rotation and metamerism affect the glomus in the posterior part of the pronephros and in the anterior part of the mesonephros, and so the glomus in these regions is represented subdivided into glomeruli. The blood-supply develops after the tubule-formation.

10. Later modification of the mesonephric growth consists in the branching of the primary glomeruli; fusion in places of vascular tissue with the nephrotomic wall between the tubule nephrostomes leads to the subdivision of the nephrotome into Malpighian capsules, and so to an increase in the number of Malpighian capsules with glomeruli and nephrostomes.

### Bibliography.

With few exceptions, the literature earlier than 1880 has not been included.

1. AUDIGÉ, J., Contribution à l'étude des reins des Poissons téléostéens, in: Arch. Zool. expér. (5), Vol. 4, 1910.
2. BALFOUR, F. M. and W. N. PARKER, On the structure and development of *Lepidosteus osseus*, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1882.
3. BALFOUR, F. M., On the origin and history of the urinogenital organs of Vertebrates, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 10, 1876.
4. —, A monograph on the development of Elasmobranch Fishes, London 1878.
5. —, On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids, which is usually regarded as the head-kidney or pronephros, in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 22, 1882.
6. —, The works of B. (Memorial Edition), 4 Vols., London 1885.
7. BALFOUR, F. M. and A. SEDGWICK, On the existence of a rudimentary head-kidney in the embryo chick, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 27, 1878.
8. —, On the existence of a head-kidney in the embryo chick and on certain points in the development of the Müllerian duct, in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 19, 1879, and in: Studies from the morphol. Lab. Cambridge, 1880.
9. BEARD, J., The origin of the segmental duct in Elasmobranchs, in: Anat. Anz., Vol. 2, 1887.
10. —, On the early development of *Lepidosteus osseus*, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 46, 1889.
11. —, The pronephros of *Lepidosteus osseus*, in: Anat. Anz., Vol. 10, 1894.



12. BONNET, R., Ueber die ektodermale Entstehung des WOLFF'schen Ganges bei den Säugetieren, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 3, 1887.
13. BORCEA, J., Recherches sur le système uro-génital des Elasmobranches, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 4, 1905.
14. —, Sur quelques faits relatifs au développement du rein des Elasmobranches, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 140, 1905.
15. BOVERI, TH., Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbeltiere, in: Zool. Jahrb., Vol. 5, Anat., 1892.
16. —, Bemerkungen über den Bau der Nierenkanälchen des Amphioxus, in: Anat. Anz., Vol. 25, 1904.
17. BRAUER, A., Zur Kenntnis der Exkretionsorgane der Gymnophionen, in: Zool. Anz., Vol. 23, 1900.
18. —, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen: 3. Die Entwicklung der Exkretionsorgane, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., 1902.
19. BRAUN, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 4, 1878.
20. BROHMER, P., Das Excretionssystem eines Embryos von *Chlamydoselachus anguineus*, in: Anat. Anz., Vol. 33, 1908.
21. BUJOR, P., Contribution à l'étude de la métamorphosis de l'*Ammo-coetes branchialis* en *Petromyzon Planeri*, in: Rev. biol. Lille, Années 3 et 6, 1891.
22. BURLEND, T. H., Observations on the development of the kidney in *Chelonia*, in: Anat. Anz., Vol. 41, 1912.
23. CALDERWOOD, W. L., The head-kidney of Teleostean Fishes, in: Journ. mar. biol. Assoc., Vol. 2, 1891.
24. FELIX, W., Zur Entwicklungsgeschichte der Vorniere des Hühnchens, in: Anat. Anz., Vol. 5, 1890.
25. —, Die erste Anlage des Exkretionssystems des Hühnchens, Hab. Zürich, zugl. in: Festschr. Univ. Zürich, 1891.
26. —, Die Entwicklung des Exkretionssystems der Forelle, in: Verh. Anat. Ges. (Basel), 1895.
27. —, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden, in: Anat. Hefte, Vol. 8, 1897.
28. —, Die PRICE'sche Arbeit "development of the excretory organs of a Myxinoid" und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwicklung des Harnsystems, in: Anat. Anz., Vol. 13, 1897.
29. —, Entwicklungsgeschichte des Exkretionssystems, von der RÜCKERT'schen Arbeit (1888) bis in den Beginn des Jahres 1904, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 13, 1904.
30. —, Entwicklung der Harnorgane, in: Handb. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere (O. HERTWIG), Jena 1906.

31. FIELD, H. H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 21, 1891.
32. —, Ueber streng metamere Anlage der Niere bei Amphibien, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1892.
33. —, Ueber die Gefäßversorgung und die allgemeine Morphologie des Glomus, in: Anat. Anz., Vol. 8, 1893.
34. —, Sur le développement des organes excréteurs chez l'Amphiuma, in: CR. Acad. Sc. Paris, 1894.
35. FILATOW, D. P., Zur Entwicklungsgeschichte des Exkretionssystems der Amphibien, in: Anat. Anz., Vol. 25, 1904; Bull. Soc. Natural. Moscou, 1905.
36. GASSER, E. and E. SIEMERLING, Das obere Ende des WOLFF'schen Ganges im Hühnerei, in: SB. naturw. Ges. Marburg, 1878.
37. —, Beiträge zur Entwicklung des Urogenitalsystems der Hühnerembryonen, *ibid.*, 1879.
38. GOODRICH, E. S., On the structure of the excretory organs of Amphioxus, in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 45, 1902.
39. GRAFE, E., Beiträge zur Entwicklung der Urniere und ihrer Gefäße beim Hühnchen, in Arch. mikrosk. Anat., Vol. 67, 1905.
40. GREGORY, E. R., Origin of the pronephric duct in Selachians, in: Zool. Bull., Vol. 5, 1897.
41. —, The pronephros in Testudinata, in: Sc. (N. S.), Vol. 7, 1898.
42. —, Development of excretory system in Turtles, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat., 1900.
43. HALL, R. W., The development of the mesonephros and the müllerian duct in Amphibia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 45, 1904.
44. HALLER, B., Zur Phylogenese des Nierenorgans (Holonephros) der Knochenfische, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 43, 1908.
45. HATTA, S., On the development of pronephros and segmental duct in Petromyzon, in: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, Vol. 13, 1900.
46. HAYCRAFT, J. B., Development of the Wolffian body in the Chick and Rabbit, in: Anat. Anz., Vol. 9, 1893.
47. HOFFMANN, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Reptilien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 48, 1889.
48. JANOSIK, J., Ueber die Entwicklung der Vorniere und des Vornierenganges bei Säugern, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 44, 1904.
49. —, Histologisch embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 91, 1885.
50. JUNGENSEN, H. F. E., Die Embryonalniere des Störs, in: Zool. Anz., Jg. 16, 1893.

51. JUNGENSEN, H. F. E., Die Embryonalniere von *Amia calva*, *ibid.*, Jg. 17, 1894.
52. KERENS, B., Recherches sur les premières phases du développement de l'appareil excréteur des Amniotes, in: *Arch. Biol.*, Vol. 22, 1907.
53. KERR, J. G., The development of *Polypterus senegalus*, in: BUDGETT Memor. Volume, and in: *Proc. Roy. phys. Soc. Edinburgh*. Vol. 17, 1907.
54. KIRKALDY, J. W., On the head-kidney of *Myxine*, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, Vol. 35, 1894.
55. LAGUESSE, E., Sur le développement du mésenchyme et du pronephros chez les Sélaciens, in: *CR. Soc. Biol.* (9), Vol. 3, 1891.
56. LEVI, G., Dello sviluppo del pronephros nella *Salamandrina perspicillata*, in: *Arch. ital. Anat. Embriol.*, Vol. 2, 1903.
57. MAAS, O., Ueber die Entwicklungsstadien der Vorniere und Urnieren bei *Myxine*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 10, Anat., 1897.
58. v. MIHALKOVICS, V., Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten, in: *Intern. Monatsschr. Anat. Physiol.*, Vol. 2, 1885.
59. MITSUKURI, K., The ectoblastic origin of the Wolffian duct in *Chelonia*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 11, 1888.
60. v. MÖLLER, F., Ueber das Urogenitalsystem einiger Schildkröten, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 65, 1899.
61. MOLLIER, S., Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien, in: *Arch. Anat. Entw.*, 1890.
62. NUSSBAUM, J., Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Huhn, in: *CR. Assoc. Anat.* (Sess. 5, Liège), 1903.
63. OSTROUMOFF, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 11, 1888.
64. PERENYI, J., Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei *Rana esculenta* und *Lacerta viridis*, in: *Zool. Anz.*, Jg. 10, 1887.
65. PRICE, G. C., Development of the excretory organs of a Myxinoid, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 10, Anat., 1897.
66. —, A further study of the development of the excretory organs in *Bdellostoma stouti*, in: *Amer. Journ. Anat.*, Vol. 4, 1904.
67. —, The structure and function of the adult head kidney of *Bdellostoma Stouti*, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 9, 1910.
68. RABL, C., Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Sela-chier, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 24, 1896.
69. RABL, H., Über den Bau und die Entwicklung der Linse, Leipzig 1900.
70. —, Ueber den Bau und die Funktion der Vorniere bei den Larven der urodelen Amphibien, in: *Ctrbl. Physiol.*, Vol. 17, 1903.

71. RABL, H., Ueber die Vorniere und die Bildung des MÜLLER'schen Ganges bei *Salamandra maculosa*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 64, 1904.
72. —, Ueber die Entwicklung der Vorniere bei den Vögeln, nach Untersuchungen am Kiebitz (*Vanellus cristatus*), *ibid.*, Vol. 72, 1908.
73. ROULE, L. et J. AUDIGÉ, Sur le rein des Poissons osseux, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 147, 1908.
74. RÜCKERT, J., Ueber die Entstehung der Exkretionsorgane bei Sela-chiern, in: Arch. Anat. Entw., 1888.
75. —, Zur Entwicklung des Exkretionssystems der Selachier. Eine Erwiderung an Herrn VAN WIJHE, in: Zool. Anz., Jg. 12, 1889.
76. —, Entstehung des Vornierensystems, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 36, 1889.
77. —, Die Entwicklung der Exkretionsorgane, in: Ergebn. Anat. Entw., 1892.
78. RÜCKERT, J. u. S. MOLLIER, Ueber die Entstehung des Vornieren-systems bei Triton, Rana und Bufo, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 5, 1889.
79. SCHREINER, K. E., Ueber die Entwicklung der Amniotenniere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 71, 1902.
80. SEDGWICK, A., Development of the kidney in relation to the Wolffian body in the chick, in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 20, 1880.
81. —, On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the chick, *ibid.*, Vol. 20, 1880.
82. —, On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the Vertebrata, *ibid.*, Vol. 21, 1881.
83. SEMON, R., Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere (Ichthyophis), in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 19, 1891.
84. —, Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbel-tiere, in: Festschr. GEGENBAUR, Leipzig, Vol. 3, 1896.
85. —, Das Exkretionssystem der Myxinoiden, in: Anat. Anz., Vol. 13, 1897.
86. —, Vorniere und Urniere, *ibid.*, Vol. 13, 1897.
87. SHIPLEY, A. E., On some points in the development of *Petromyzon fluviatilis*, in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 27, 1887.
88. SPENGEL, J. W., Die Exkretionsorgane von Myxine, in: Anat. Anz., Vol. 13, 1897.
89. —, SEMON's Schilderung des Mesonephros von Myxine, *ibid.*, Vol. 13, 1897.
90. SZAKALL, J., Ueber den Bau des Urogenitalsystems der Krokodile, Inaug.-Diss., Gießen 1899.

91. VIALLETON, L., Développement post-embryonnaire du rein de l'*Ammocète*, in: CR. Acad. Sc. Paris, 1890.
92. WEISS, Excretory tubules in *Amphioxus lanceolatus*, in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 31, 1890.
93. WHEELER, W. M., The development of the urinogenital organs of the Lamprey, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat., 1900.
94. WIEDERSHEIM, R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates der Krokodile und Schildkröten, in: Verh. 10. intern. med. Kongr. Berlin, 1890.
95. —, Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 36, 1890.
96. VAN WIJHE, J. W., Die Beteiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges, in: Zool. Anz., Jg. 9, 1886.
97. —, Ueber die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei den Selachiern, in: Anat. Anz., Vol. 3, 1888.
98. —, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 33, 1889.
99. —, Ueber die Beteiligung des Ektoderm an der Bildung des Vornierenganges bei Selachiern, in: Verh. anat. Ges., 1898.
100. ZARNIK, B., Vergleichende Studien über den Bau der Niere von *Echidna* und der Reptilienniere, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol 46, 1910.
101. —, Über den Bau der Reptilienniere, in: SB. phys.-med. Ges. Würzburg, 1910.

## Explanation of the Figures.

The left side of each of the Plate-figures is the right side of the embryo and vice-versa.

### List of reference numbers:

- |                        |  |
|------------------------|--|
| 1. spinal cord         | 10. endoderm                                   |
| 2. notochord           | 11. nephrostome                                |
| 3. dorsal aorta        | 12. pronephric tubule                          |
| 4. protovertebra       | 13. pronephric duct                            |
| 5. nephrotome          | 14. mesonephric tubule                         |
| 6. coelom              | 15. primitive kidney groove or kidney rudiment |
| 7. somatic mesoderm    | 16. glomus                                     |
| 8. splanchnic mesoderm | 17. nephrocoel                                 |
| 9. ectoderm            |  |

### Plate 1.

Fig. 1. Transverse section of Embryo A about the middle of segment III (section 2,17). The condition of the mesoderm and the primitive kidney groove in this region of the body are shown.

Fig. 2. Trans. sect. of A (section 3,8). This passes through the beginning of protovertebra VI on the left side of the body and slightly further back on the right side.

Note the early condition of the primitive kidney groove before the somatic and splanchnic layers of the mesoderm are properly differentiated.

Fig. 3. Embryo A (section 3,17). Passes through hind end of protovertebra VI on the animal's left side and behind the segmented region on the right side

Note the condition of the kidney rudiment on each side.

Fig. 4. Embryo B (section 3,8). Through beginning of protovertebra VI on left, and through hind end of this same protovertebra on the animal's right side.

The ectoderm above the kidney rudiment is slightly grooved.

Fig. 5. Embryo B (section 3,12). Shows how the protovertebra gradually merges into the more lateral part of the mesoderm in this region, viz. end of segment VI and middle of segment VII.

Fig. 6. Embryo C (section 4,6). Transverse section through the region of the 6th protovertebra.

Note the position of the primitive kidney groove with regard to the nephrotome. The groove now projects dorsally into a groove in the ectoderm.

Fig. 7. Embryo C (section 4,17). A transverse section passing between segments VII and VIII. Distinguish nephrotome from lateral plate region.

Fig. 8. Embryo C (section 4,31). Shows the condition at the hinder end of the kidney outgrowth on the animal's right side. Note the sickle-shaped appearance of the kidney rudiment.

Fig. 9. Embryo C (section 4,32). This section is the one immediately behind that shown in Fig. 8. The duct is now free from the underlying mesoderm on the right side.

Fig. 10. Embryo C (section 5,8). Through the region of protovertebra X on each side. Notice the pronephric duct on the right side is scarcely recognizable, although it has grown back to this level on the animal's left side.

Fig. 11. Embryo E (section 3,5). Section through the region of protovertebra V. On the left side a trace of the primitive kidney groove remains.

Fig. 12. Embryo E (section 3,24). This, and the three following figs. represent successive sections in the middle and hind region of protovertebra VII. The groove-like condition of the kidney rudiment is very obvious, and also its relation to the coelom.

Fig. 13. Embryo E (section 3,25). The section behind that shown in Fig. 12.

Fig. 14. Embryo E (section 3,26). Section succeeding that shown in Fig. 13.

Fig. 15. Embryo E (section 3,27). Passes through the region between protovertebrae VII and VIII on the right side. Notice traces of the effect of rotation outwards of the distal end of the kidney groove in Figs. 14 and 15.

Fig. 16. Embryo H (section 4,6). Between segments VIII and IX on left and through seg. IX on right side. Note the condition of the kidney rudiment and the ectodermal groove above it.

#### Plate 2.

Fig. 17. Embryo H (section 4,7). Succeeds the section shown in Fig. 16.

The duct is now free on the embryo's right side.

Fig. 18. Embryo H (section 5,12). This, and the next two figs. represent successive sections through the region just behind protovertebra XIII. Note the duct.

Fig. 19. Embryo H (section 5,13). The pronephric duct ends in this section on the right side. Notice its condition — a few scattered cells.

Fig. 20. Embryo H (section 5,14). This section passes just behind the pronephric duct on the right side.

Fig. 21. Embryo I (section 5,7). Passes through the region of protovertebra XI. The duct, and the lower swollen portion of the nephrotome are more deeply stained than the surrounding tissue.

Fig. 22. Embryo I (section 6,39). Shows the condition in this embryo in the region of segment XVIII (left side) and behind segment XVIII (right side). The protovertebrae are in connection with the lateral plate mesoderm.

Fig. 23. Embryo I (section 7,21). This figure shows very well the condition of the hinder end of the left pronephric duct as a few scattered cells apparently proliferated from the mesoderm.

Fig. 24. Embryo L (section 8,30). Figs. 24, 25 and 26 represent sections each separated from the one preceding by one section only. They show the condition in the region where the pronephric duct fuses with the gut wall.

Fig. 25. Embryo L (section 8,32). The duct is fusing with the gut wall on both sides. The mesoderm and endoderm are also fused in the ventral region of this section.

Fig. 26. Embryo L (section 8,34). Notice that in figs. 24, 25 and 26 there is no connection whatsoever between ectoderm and pronephric duct. The ectodermal groove on the outer side of the duct is well shown.

Figs. 27—53 are photographs of sections through Embryo M. They illustrate the structure and relations of pronephric and mesonephric tubules.

Fig. 27. (Section 4,13.) Shows glomus on each side. Also the 1st pronephric tubule on the embryo's left side.

Fig. 28. (Section 4,14.) Shows the nephrostome of the 1st pronephric tubule on the embryo's left side: also the subdivided glomus on each side.

Fig. 29. (Section 4,15.) An aortic branch to the right glomus is visible in this figure.

Fig. 30. (Section 4,31.) Figs. 30, 31, 32, 33, 34 and 35 are from sections passing through segment VIII or IX. A pronephric tubule is obliquely cut on each side in figure 30.

Fig. 31. (Section 4,32.) A nephrostome is cut through on the left side.

Fig. 32. (Section 4,33.) Nephrostome cut through on left side, pronephric duct and glomus visible on the embryo's right side.



## Plate 3.

Fig. 33. (Section 4,34.) Notice the condition of the glomus on each side in this figure.

Fig. 34. (Section 4,35.) A pronephric tubule on the left side is passing into the duct in this figure.

Fig. 35. (Section 4,36.) On each side a tubule is cut through. The remains of the nephrotome are visible on the right side.

Fig. 36. (Section 5,7.) A nephrostome is visible on the embryo's right side: a tubule is opening into the pronephric duct on the left side.

Fig. 37. (Section 5,9.) The glomus is fusing with the somatic mesoderm lateral to the nephrostome shown on the left of this section.

Fig. 38. (Section 5,14.) Figs. 38 to 52 are photographs of successive sections through segments XI and XII of Embryo M. In Fig. 38 notice the nephrotome on each side and its relation to the tubule nephrostome on the right side of the figure.

Fig. 39. (Section 5,15.) On each side the glomus is showing signs of fusion beneath and lateral to the opening of a pronephric tubule.

Fig. 40. (Section 5,16.) Notice that the glomus is becoming more dorsal relatively to the kidney tubules.

Fig. 41. (Section 5,17.) Shows a tubule cut across on each side: the nephrotome is quite shut in on the right side of the figure but open on the left.

Fig. 42. (Section 5,18.) On the left side the region where vascular tissue has fused beneath the nephrostome is swollen by the presence of blood corpuscles.

Fig. 43. (Section 5,19.) The lower end of the nephrotome is again visible in this figure on the right side.

Fig. 44. (Section 5,20.) On the animal's left side the swollen nephrocoel is clearly visible, and the position of the nephrostome of a tubule is marked as a thickening on the lateral outer wall of the nephrotome.

Fig. 45. (Section 5,21.) Shows a nephrostome opening into a nephrocoel cut across on each side.

Fig. 46. (Section 5,22.) Passes through a pronephric(?) tubule on each side.

Fig. 47. (Section 5,23.) Passes through a pronephric(?) tubule on each side.

Fig. 48. (Section 5,24.) A nephrostome opening into a nephrotome is cut through on each side.

## Plate 4.

Fig. 49. (Section 5,25.) On the left side of the figure a tubule is cut longitudinally.

Fig. 50. (Section 5,26.) Notice a mesonephric tubule cut across on the right side of the figure. It is in connection with both duct and nephrotome.

Fig. 51. (Section 5,27.) In this section (the succeeding one to that shown in Fig. 50 a nephrotome and nephrostome are shown on each side: the nephrotome on the left side is imperfectly closed.

Fig. 52. (Section 5,28.) This section succeeds the one shown in Fig. 51.

Fig. 53. (Section 8,27.) A section through the region of segment XXIV in Embryo M. The relations of protovertebra, nephrotome, lateral plate mesoderm and pronephric duct to one another are shown; also the absence of any close relation between ectoderm and duct in this region of the body.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Ein Beitrag zur Kenntniss des Baues der Giftdrüsen von *Scolopendra morsitans*.

Von

**Dr. E. Pawlowsky.**

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der K. Militär-Medizinischen  
Akademie zu St. Petersburg.)

Mit Tafel 5 u. 6.

---

Die Giftdrüsen von *Scolopendra* wurden von NEWPORT (18) entdeckt, welcher deren Vorhandensein in den Kieferfüßen dieses Myriapoden nachwies. Angaben über den mikroskopischen Bau dieser Drüsen sind in der Monographie dieses Autors nicht enthalten. Später fanden MACLEOD (14) und ZOGRAFF (29) gleichzeitig ebensolche Gebilde auch bei *Lithobius*, wobei sie auch deren Bau erwähnen. Diese Autoren haben gleich HERBST (9), welcher der Anatomie der Chilopoden zwei Arbeiten widmete, die Frage nach dem Bau der betreffenden Organe nur in allgemeinen Zügen und dabei unvollständig beleuchtet, und erst in der Arbeit von DUBOSCQ wurden wesentliche Einzelheiten aus der Anatomie der Drüsen berührt, welche es gestatteten, der Frage nach der morphologischen Bedeutung dieser Organe näher zu treten. Seine erste Untersuchung veröffentlichte DUBOSCQ (2) in Gestalt einer Dissertation; zwei Jahre darauf gab er Ergänzungen sowie einige Berichtigungen zu derselben in seiner Arbeit über die Giftdrüsen von *Chaetechelyne vesuviana* (3); 1899 endlich vereinigte er die Ergebnisse der beiden er-

wähnten Arbeiten in dem entsprechenden Kapitel seines Werkes: „Recherches sur les Chilopodes“ (4). Außerdem berührte er vor einem Jahre die Frage nach der Bildung des Giftes in den Drüsen von *Scolopendra* in einem Aufsatz, den er in den „Archives de Zoologie expérimentale“ veröffentlichte (5).

Es muß noch auf eine Arbeit von LAUNOY (13) hingewiesen werden, welche einen rein cytologischen Charakter trägt und den Prozeß der Secretion in den Drüsen behandelt. Diese Arbeit habe ich in der vorliegenden Abhandlung nicht benutzt, da ich überhaupt die Frage nach dem feineren Zellenbau der betreffenden Drüsen nicht berühre.

Die oben angeführten Arbeiten sind als die wichtigsten anzusehen; was hingegen die Arbeiten von SOULIÉ (28), BACHELIER (1) und von älteren Autoren diejenigen von DUFOUR (6), MÜLLER (17), GAEDE (8) und KUTORGA (12) anbetrifft, so können dieselben unbeschadet mit Schweigen übergangen werden, indem sie keinerlei wertvolle Angaben enthalten, welche bei eigenen Untersuchungen verwertet werden könnten. Was die Arbeit von KARLIENSKI (11) betrifft, so ist es mir ebensowenig wie DUBOSCQ gelungen, dieselbe zu Gesicht zu bekommen und ihren Inhalt kennen zu lernen, welcher letzterer auch im „Zoologischen Jahresbericht 1883, II“ mit Schweigen übergangen ist, indem hier nur der Titel dieser Arbeit mitgeteilt wird. Ebensowenig bin ich imstande gewesen, die Arbeit von MEINERT (16) näher kennen zu lernen.

Ich beabsichtige nicht die hierher gehörige Literatur einer vorherigen Besprechung zu unterwerfen, sondern will gleich zur Darlegung der durch meine Untersuchungen erzielten Resultate übergehen, wobei ich in jedem einzelnen Falle einen Hinweis auf die betreffenden Autoren geben will.

Die Lage der Drüsen ist schon von den früheren Autoren angegeben worden. Dieselben sind längs dem lateralen Rande der Kieferfüße in Gestalt eines langen und dicken zylindrischen Rohres angeordnet, welches an seinem hinteren Ende abgerundet ist (Fig. 1, Taf. 5). Ihre äußere Oberfläche liegt in der Nähe der Wandung des Kieferfußes, von dem sie durch einen mit Leibeshöhlenflüssigkeit erfüllten Zwischenraum getrennt sind. Oben und unten grenzt die Drüse an die zwei Bündel des Adductors der Krallen (Fig. 15 *mad*, Taf. 6), wobei die letztere, wie DUBOSCQ (2, 4) nachgewiesen hat, in keinen unmittelbaren Beziehungen zu der Drüsenwandung steht. Die Fasern des Adductors verlaufen von der lateralen Seite median-

wärts und dabei von hinten nach vorn, wobei sie sich an der sackförmigen chitinösen Sehne befestigen (Fig. 15 *sn*, Taf. 6), deren Anlage derjenigen der Giftdrüsen ähnlich sieht, wie HEYMONS dies in seiner Entwicklungsgeschichte von *Scolopendra* (10) nachgewiesen hat. In dem zwischen der Innenfläche der Drüse und den ihr zugewandten Seiten der Adductoren liegenden Zwischenraum verlaufen Gefäße, Nerven und Tracheen. Derartige allgemeine Beziehungen der Organe zueinander lassen sich bis zum Eintritt der Drüse in die Krallen beobachten, welche das Ende des Kieferfußes bildet. Über den Bau dieser Krallen spricht sich DUBOSCQ (2) in folgender Weise aus: „Le canal excréteur est à peu près de la longueur de la forcipule puisqu'il traverse la glande dans toute sa longueur. Il est divisible en deux portions: une portion antérieure contenue dans l'extrémité épaissie du crochet et ne portant point de tubes glandulaires, et une portion postérieure plus longue, perforée de trous où viennent aboutir les tubes glandulaires. . . .

La partie antérieure est enchâssée, sertie dans la chitine de la paroi externe du crochet (*c*, fig. 6). C'est simplement alors un tube chitineux jaune, très épais (sa paroi est de 10  $\mu$  environ). Sa structure n'offre aucune particularité. Il n'est recouvert d'aucun épithélium“ (l. c., p. 94).

Aus dem mitgeteilten Auszuge geht hervor, daß in der Krallen des Kieferfußes nach den Angaben von DUBOSCQ nur ein unbekleideter chitinöser Ausführgang ohne irgendwelche drüsige Zellen verläuft und daß dessen vorderer Abschnitt in der Masse des Chitins des Integuments liegt. Das Studium einer Schnittserie durch den Kieferfuß einer kürzlich gehäuteten *Scolopendra* gab mir die Überzeugung, daß die oben angeführten Schlußfolgerungen nicht den Bildern entsprechen, welche meine Präparate aufweisen.

Auf einem Querschnitt durch den hinteren Teil der Krallen ist deutlich zu sehen, daß die Giftdrüse noch einen beträchtlichen Durchmesser besitzt, welcher mindestens dem halben Durchmesser der Krallen entspricht (Fig. 20 *x*, Taf. 6). Die Drüse ist rundlich von Gestalt und liegt hier viel näher der Hypodermis als in ihrem mittleren und hinteren Abschnitt. Etwas weiter nach vorn verbindet sich die Drüse mit der Hypodermis durch eine Schicht von indifferenten Epithelzellen. Die feineren Verhältnisse dieses Zusammenhangs werden weiter unten aufgeklärt werden.

Wenn man die Drüse näher dem Ende der Krallen untersucht, kann man bemerken, daß ihr epithelialer Abschnitt immer kleiner

und kleiner wird, dabei aber den allgemeinen Charakter des Baues der Drüse beibehält, so daß auch dieser Endabschnitt derselben zweifellos an dem Prozesse der Secretion teilnimmt (Fig. 17 *gd*, 21, Taf. 6). Der chitinöse Gang behält annähernd einen gleichen Durchmesser bei und liegt an der Grenze der Drüse und des unteren Teiles der Hypodermis, wobei zwischen diesen beiden Bildungen auf ihrem gesamten Verlauf ein Zusammenhang in Gestalt indifferenter Epidermiszellen besteht. Schließlich kommt der Durchmesser des epithelialen Drüsenabschnittes der Dicke der hypodermalen Zellschicht nahe, wird dann gleich dick wie diese, um dann bald auf Null zurückzugehen. In diesen Abschnitten tritt der Ausführungsgang in die tieferen Schichten der Hypodermis ein, worauf er dann auf einem Niveau, wo schon keine epithelialen Drüsenelemente mehr vorhanden sind, in der Masse der Hypodermiszellen verläuft, von denen er allseitig umgeben ist (Fig. 16—19. 24 *ag*, Taf. 6); er tritt dann an deren Oberfläche und mündet schließlich nach außen. Ich muß hier bemerken, daß ich auf keinem einzigen Abschnitt der Kralle solche Beziehungen zwischen Hypodermis, Chitin und dem Ausführungsgang der Drüse beobachtet habe, wie sie von DUBOSCQ auf seinen figg. 6c (2) und 13c (4) abgebildet worden sind. Wie aus dem oben mitgeteilten Zitat hervorgeht, verläuft der Ausführungsgang in der Masse des Chitins, während die unter ihm liegenden Hypodermiszellen nach den angeführten Abbildungen nur den zehnten oder achten Teil der Dicke der gesamten Chitinschicht ausmachen. Auf meinen Präparaten verläuft der Gang in der an Dicke die Chitinschicht der Haut bedeutend übertreffenden Hypodermis (Fig. 14 *ag*, Taf. 6), und erst am äußersten Ende der Kralle, in der Nähe der Ausmündung des Ganges, wird die Dicke der Hypodermis gleich derjenigen der Chitinschicht, wobei der Gang trotzdem auch hier nicht im Chitin verläuft. Das Verhältnis der Dicke des Chitins zur Hypodermis kann im Zusammenhang mit der Häutung des Tieres Veränderungen unterliegen, während letztere wohl kaum einen Einfluß auf die Lage des Ausführungsganges ausüben kann.

Indem ich diese Beobachtungen zusammenfasse, muß ich die Angaben von DUBOSCQ folgendermaßen richtigstellen: die Giftdrüse erstreckt sich auch in die Kralle des Kieferfußes, und zwar tritt sie hier in innigen Zusammenhang mit den hypodermalen Zellen der Haut. Die Drüse verschwindet allmählich, während ihr Ausführungsgang in die Masse der Hypodermis eindringt und bis zu seiner

Mündung in derselben verläuft; in der Umgebung seiner Ausmündung geht sein Chitin direkt in das Chitin des Integuments über (Fig. 24, Taf. 6).

Nach der Beleuchtung der allgemeinen anatomischen Angaben will ich nunmehr zu der Besprechung des feineren Baues der Giftdrüse übergehen; zu diesem Zwecke wird es am passendsten sein, einen Querschnitt durch deren mittleres oder hinteres Drittel zu betrachten. Wie ich bereits oben bemerkt habe, ist das allgemeine Bild des Baues der Drüse schon von DUBOSCQ (2, 3, 4) beschrieben worden. Parallel zur Längsachse der Drüse verläuft ein chitinöser Ausführgang (Fig. 3 *ca*, Taf. 5; Fig. 24 *ca*, Taf. 6) von brauner Farbe, in Gestalt eines zylindrischen, von einer Menge verschieden gestalteter Öffnungen durchbohrten Rohres. Öffnungen fehlen nur in dem Teil des Ganges, welcher mit einer Schicht kubischer indifferenter Zellen bedeckt ist (Fig. 24 *ca*<sub>1</sub>, Taf. 6). Über einer jeden solchen Öffnung befindet sich eine Epithel-Muskelskapsel (Fig. 3 *em*, Taf. 5), welche in ihrer Höhlung eine Drüsenzelle und deren Secret enthält (Fig. 3 *dz*, *s*, Taf. 5). Die Kapsel hat im Prinzip die Gestalt einer hohen, abgestumpften Pyramide, welche mit ihrer Basis der Oberfläche der Drüse und mit seiner abgestumpften Spitze der Wandung des Ausführganges zugewendet ist (Fig. 25 *dz*, Taf. 6). Die Gesamtheit dieser Kapseln mit deren Inhalt bildet die Giftdrüse von *Scolopendra* in Gestalt eines von außen mit einer Hülle umgebenen anatomischen Organs. Wir wollen nunmehr zu der Besprechung des Baues dieser einzelnen Bestandteile der Drüse übergehen. Einen direkten Übergang der äußeren Drüsenhülle (Fig. 22, 24, 25, 26 *me*, Taf. 6) in die Membrana propria der Hypodermis, welcher hier, wie man annehmen sollte, stattfindet, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können. Von der äußeren Schicht der Hülle nach innen zu liegen quergestreifte Muskelzellen, welche die Drüse an ihrer Oberfläche umflechten und in der Richtung nach dem Ausführgang auch in deren Inneres dringen, wo sie sich dann an der Wandung des Ganges befestigen (Fig. 5, 6, 8, 12 *m*, Taf. 5; Fig. 22, 24, 25, 26 *m*, Taf. 6), eine Tatsache, welche zuerst von DUBOSCQ festgestellt worden ist. Die Muskelzellen sind mit Ausläufern versehen und anastomosieren miteinander. Der Charakter ihrer Querstreifung ist auf Fig. 10 dargestellt. Der Kern ist von ovaler Form mit Chromatinkörnern von ungleicher Länge und liegt im Innern der Faser. Letztere wird näher dem Ausführgange dünner; die Querstreifung ist an den entsprechenden Stellen

schlechter zu sehen, oder sie wird ganz unbemerktbar; die Zelle ist mit einer Faser am Chitin befestigt oder zerfällt in mehrere dünnere Fäserchen, welche in dem Zwischenraum zwischen zwei benachbarten Öffnungen mit der Wandung des Kanals verwachsen (Fig. 12 *m*, Taf. 5). Diese dünnen Fasern sind vor dem Ort ihrer Befestigung etwas dicker.

Nach innen von den peripheren Muskelfasern und nach außen von den radialen liegen aus flachen Zellen mit ovalen, ebenfalls flachen Kernen aufgebaute Kapseln von beträchtlicher Größe (Fig. 5, 6, 8, 9, 11 *ep*, Taf. 5; Fig. 22, 25, 26, 24 *ep*, Taf. 6). Bezüglich der Bedeutung und der Natur dieser Zellen hat sich DUBOSCQ (2) in seiner ersten Arbeit in recht unbestimmter Weise ausgesprochen, indem er sagt: „Toute la paroi du tube est formée d'une mince membrane, où l'on distingue des noyaux granuleux ovales, bien mis en évidence par l'hématoxyline (*n*“ fig. 7). Je n'ai jamais pu délimiter des cellules par des imprégnations ou en dissocier par les liquides bien connus. . . . Malgré cela, je considère le tube comme formé de cellules plates dans les neuf dixièmes de sa totalité, les cellules du fond seules étant différenciées en cellules glandulaires. On verra par la suite pourquoi je conserve un doute sur l'interprétation des noyaux de la paroi“ (l. c., p. 96). In seinen späteren Arbeiten hingegen bezeichnet DUBOSCQ diese Kapseln als bindegewebig-muskulös („une alvéole conjonctivo-musculaire“ 3, p. 169; 4, p. 546). Eine jede Alveole tritt mit ihrem verjüngten Ende an eine der Öffnungen in der Wand des Ausführganges heran, wobei „cette extrémité de la paroi est toujours plus chitinisée que le reste et on distingue à la base un épaississement“ (*e*, fig. 6 et 7, 2; *c*, *B*, fig. 13, 4). Alle diese von DUBOSCQ beschriebenen und sowohl an Schnitten wie auch an isolierten Präparaten demonstrierten Beziehungen sind im allgemeinen richtig. Ich kann mich nur nicht mit der Auslegung der Bedeutung der Kapsелеlemente einverstanden erklären, wie sie in den soeben angeführten Zitaten enthalten ist.

In der Tat besteht eine jede Kapsel aus flachen, sehr dünnen Zellen mit großen ovalen Kernen. Diese Zellschicht isoliert die drüsigen Elemente vollständig von den quergestreiften Muskeln, welche auf ihrer anderen Seite liegen. Diese Isolierung ist besonders deutlich auf Längsschnitten durch die Drüse zu sehen, wenn man Schnitte betrachtet, welche nicht durch deren Mittellinie, sondern mehr nach außen geführt sind, wobei die Kapsel quergeschnitten wird. Die Figg. 6, 7, 8, 9 sind nach den entsprechenden Stellen



des Präparats gezeichnet. Die äußere Gestalt der Kerne der die Kapsel bildenden Zellen ist verschieden, je nachdem der Schnitt sie getroffen hat: bald sind sie oval, bald rund, bald stäbchenförmig.

Da wo die Kapselwandung an die Befestigungsstelle der Chitinhülse des Ganges herantritt, bildet sie eine ziemlich kurze, auf Querschnitten stäbchenförmige Verdickung, welche von Eisenhämatoxylin, DELAFIELD'schem Hämatoxylin, Safranin und Boraxkarmin gefärbt wird. Dieses Gebilde hält DUBOSCQ einfach für eine Verdickung des chitinierten Teiles der Kapsel (Fig. 11, 12 *z*, Taf. 5; Fig. 26 *z*, Taf. 6).

Richten wir unsere Aufmerksamkeit auf Querschnitte durch die Kapsel, die auf dem entsprechenden Niveau geführt sind, so erscheint diese Verdickung in Gestalt eines Ringes von verschiedener unregelmäßiger Gestalt, welche von dem Druck des den Ausführungsgang durchströmenden Secrets hervorgerufen wird (Fig. 23 *z*<sub>1</sub>, Taf. 6). Eine Zeitlang war ich geneigt, diesen Ring als den Kern einer Hypodermiszelle des Ausführungsganges anzusehen; in diesen Falle wären diese Zelle und ihr Kern durch den Ausführungsgang der betreffenden Kapsel durchbohrt. Derartige intracelluläre Ausführungsgänge sind bei den Arthropoden eine sehr gewöhnliche Erscheinung. Wir werden eine solche Deutung indessen fallen lassen müssen, da die Färbungsweise dieses verdickten Ringes zwar typisch für Kerne ist, aber andererseits auch mit den Beziehungen des Chitins zu den Färbemitteln übereinstimmt, indem letzteres bei der Färbung das HEIDENHAIN'sche Hämatoxylin außerordentlich stark zurückhält und einige seiner Schichten von Safranin sehr intensiv gefärbt werden. Ähnliche Beziehungen sind von HOLMGREN, NASSONOV und dem Verf. (25) beobachtet worden. Die Größe dieser Ringe ist zu gering im Vergleich mit den Kernen von Drüsen-, Muskel- und Hypodermiszellen u. a., was mir gegen deren Natur als Kerne zu sprechen scheint.

Die hinter dieser Verdickung liegende Wandung der Alveole ist nicht unmittelbar an dem Chitin in der Umgebung der Öffnung des Ausführungsganges befestigt, sondern senkt sich bis zu  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{2}{3}$  ihrer Tiefe in diese Öffnung hinab, biegt dann plötzlich um, kehrt zurück und befestigt sich an dem Winkel, welcher von der äußeren Oberfläche des chitinösen Kanals und der Wandung seiner Mündung gebildet wird (Fig. 12, Taf. 5; Fig. 26, Taf. 6). Alle diese Teile färben sich in gleicher Weise, was uns wiederum dazu berechtigt, die ringförmige Verdickung des Endabschnitts der Kapsel

nicht als einen Kern anzusehen. Indem DUBOSCQ die entsprechenden Teile der Giftdrüse von *Scolopendra* beschreibt, behandelt er gar nicht die Frage, ob der chitinöse Ausführgang Hypodermiszellen oder deren Derivate aufweist. Letztere müssen in der Theorie wenigstens vorhanden sein. Wenn DUBOSCQ die Kapsel als „conjunctivo-musculaire“ bezeichnet, muß er naturgemäß die ihre Wandungen bildenden flachen Zellen für bindegewebige Bildungen halten. Eine derartige Deutung gibt auch ZOGRAFF (30), welcher übrigens keine quergestreiften Fasern in den Giftdrüsen von *Lithobius* beobachtet hat (l. c., p. 18). Man wird sich meiner Ansicht nach mit einer solchen Deutung keineswegs einverstanden erklären können. Auf Grund des Zusammenhangs der Drüse mit der Hypodermis und des Übergangs einiger ihrer Elemente in hypodermale Zellen, wovon später die Rede sein wird, glaube ich annehmen zu können, daß die Wandung der Kapsel eben aus hypodermalen Zellen gebildet wird, welche in Abhängigkeit von lokalen Bedingungen ihre Gestalt und ihr Aussehen verändert, aber ihren Zusammenhang mit den entsprechenden Elementen des Integuments bewahrt haben, ähnlich wie Stützzellen der axillaren Giftdrüsen der Fische mit den indifferenten Zellen der Epidermis verbunden sind.

Zwischen diesen veränderten Epidermiszellen verlaufen quergestreifte Muskelfasern, welche unmittelbar am Chitin inserieren, eine Befestigungsweise, welche bei den Arthropoden keine Ausnahme bildet.

Aus dem oben Dargelegten geht hervor, daß wir die hier beschriebenen Kapseln nicht als „conjunctivo-musculaire“, sondern als Epithel-Muskelgebilde auffassen müssen.

Ich gehe nunmehr zu der Beschreibung des Inhalts dieser Kapseln über. DUBOSCQ (2) schrieb in seiner ersten Arbeit, in dem basalen Teil der Kapsel lägen einige kleine Drüsenzellen, die ein Secret ausscheiden, welches die ganze übrige Höhlung der Kapsel ausfüllt. Allein schon in seiner darauffolgenden Arbeit hat DUBOSCQ (3) seinen Irrtum richtiggestellt und nachgewiesen, daß in einer jeden Kapsel je eine Drüsenzelle enthalten ist, deren plasmatischer, den Kern enthaltender Teil den basalen Abschnitt der Kapsel ausfüllt (Fig. 22 dz, Taf. 6; Fig. 3, 5 dz, Taf. 5). Das Plasma wird von Kernfarben energisch gefärbt; der Kern besitzt die Gestalt eines Bläschens mit einem großen Chromatinkorn von außerordentlich variabler Größe und Gestalt, wovon unsere Fig. 13 auf Taf. 1 eine Vorstellung gibt. Ohne auf die von DUBOSCQ (5) und LAUNOY (13) be-

rührten Einzelheiten der Secretion einzugehen, will ich hier nur auf eine Erscheinung hinweisen, welche von diesen Autoren offenbar nicht beobachtet worden ist. In den Drüsen einiger Individuen verlief der Secretionsprozeß so intensiv, daß eine Störung in der Regelmäßigkeit des Baues der Drüse eingetreten ist, wie dies aus der Vergleichung der Fig. 3 mit der Fig. 4, Taf. 5 zu ersehen ist.

Die Wandungen der Kapseln wie auch die in ihnen verlaufenden quergestreiften Muskelzellen waren zerrissen (Fig. 4 *mr*, Taf. 5), so daß das Secret der einen Kammer mit der benachbarten kommunizierte. Diese Zerstörung erstreckt sich nicht auf die gesamte Drüse, sondern ist auf einen bestimmten Teil derselben beschränkt. Eine solche eingreifende Zerstörung der Drüse ist keine neue Erscheinung; sie wurde von mir (20, 21, 22, 23) im Jahre 1906, 1907, 1909 für die Giftdrüsen der Fische beschrieben, wo sie den üblichen Typus der Secretion darstellt, wodurch diese sich wohl einzig und allein von dem analogen Prozeß in den Drüsen von *Scolopendra* unterscheidet, wo sie nur in vereinzelten Fällen zur Beobachtung gelangt. Die angeführte Analogie einerseits und der Charakter selbst des Zerreißen des Gewebes der Drüse, wie er auf der Fig. 4, Taf. 5 genau wiedergegeben ist, berechtigen uns vollauf zu der Annahme, daß diese Zerstörung in Wirklichkeit besteht, nicht aber eine künstliche von der Präparation der Drüse oder deren Bearbeitung herrührende Erscheinung darstellt.

Betrachtet man die drüsigen Elemente im oberen Abschnitt des Organs, wo dasselbe mit der Hypodermis in Verbindung steht, so bemerkt man, daß die Drüsenzelle der letzten (auf dem Querschnitt äußeren) Kapsel mit ihrer äußeren Seite den indifferenten hypodermalen Zellen dicht anliegt (Fig. 20 *x*, Taf. 6), welche der Gruppe von Zellen angehören, die sich von der Hypodermis abgespalten haben und sich am Ausführgang der Giftdrüse befestigen. Diese abgespaltenen Elemente setzen sich an der undurchlöcheren Wandung des Ausführganges fort in Gestalt von kubischen oder cylindrischen Zellen, in denen DUBOSCQ eine Quelle der Neubildung der drüsigen Elemente vermutet. Hieraus geht deutlich hervor, daß die innere Hülle der Kapsel mit einem Derivat von indifferenten Hypodermiszellen ausgekleidet ist. Treten nun derartige Verhältnisse in einer Kapsel deutlich zutage, so sind wir durchaus berechtigt auch allen übrigen Kapseln der Giftdrüse, als analogen Elementen, die gleiche Natur zuzusprechen.

Der allgemeine Charakter des Baues der Kapseln in dem hier besprochenen Abschnitt des Organs unterscheidet sich nicht von den

gleichen Verhältnissen des hinteren, im basalen Glied des Kieferfußes liegenden Teils der Kapseln. Ein Unterschied besteht nur darin, daß die Zahl der Kapseln hier geringer wird (Fig. 16 *gd*, Taf. 6) und daß dieselben sich um die freie Hälfte des Umfangs des Ausführungsgangs gruppieren, welcher in seinem Bau einige Eigentümlichkeiten aufweist. Vor allem tritt er auf die Peripherie der Drüse heraus und liegt mit seiner äußeren Hälfte im basalen Teil der Hypodermis. Die Dicke seiner Wandung ist geringer als im hinteren Teil der Drüse, und die Öffnungen der Epithel-Muskelkapseln nehmen fast ein Viertel seines Umfangs ein. An den seitlichen Teilen des Kanals befestigen sich dagegen die Gruppen der auf die epitheliale Auskleidung der Kapseln übergehenden indifferenten hypodermalen Zellen. Der äußere Teil des Kanalumfangs ist von keinen speziellen Zellen bedeckt (wenn man davon absieht, daß die abgespaltenen Zellen zum Teil auch auf ihn übergehen); er bildet die innere Wandung einer im Querschnitt dreieckigen oder trapezförmigen Höhlung (Fig. 20 *y*, Taf. 6), welche außen von Chitin, seitlich von auseinandertretenden hypodermalen Zellen, innen ebenfalls von hypodermalen Zellen, welche sich von ersteren abgespalten haben, sowie von dem eben erwähnten, keine Öffnungen enthaltenden Teil der Oberfläche des Ausführungsgangs begrenzt wird. Diese Höhlung wird von einer körnigen Substanz eingenommen, welche nach Eosin eine Rosafärbung annimmt und den Charakter eines Secrets an den Tag legt. Eine Strecke weit ragt das Chitin des Integuments in Gestalt einer schmalen Längsfalte in diese Höhlung herein. In der Tat stellt die körnige Substanz, welche diese Höhlung erfüllt, das Secret einzelliger, in der Hypodermis zerstreut liegender Hautdrüsen dar. Nach ZOGRAFF (30) „ist die gesamte Oberfläche des den Körper der Chilopoden umhüllenden Chitins mit zahlreichen Poren bedeckt. Fast immer kann man in der Nähe solcher Poren in der Masse des chitinogenen Gewebes regelmäßig kugelförmige Zellen bemerken, welche bisweilen sehr bedeutende Dimensionen aufweisen (Fig. 40). In diesen Zellen ist der Inhalt körnig, sie sind mit deutlichen wandständigen Kernen versehen und erinnern durch ihr Aussehen an die Drüsenzellen der niederen Tiere“ (l. c., p. 18). ZOGRAFF vermutet, daß diese Zellen eine Substanz ausscheiden, welche vor der Häutung die Oberfläche des neuen Chitins bedeckt und dadurch dem Tier das Ausschlüpfen aus der alten Haut erleichtert (Schmierdrüsen).

DUBOSCQ (4) hat den Bau der Haut bei den Chilopoden eingehender untersucht, obgleich auch er denjenigen der einzelligen

Drüsen nur kurz behandelt. „En traitant des téguments, j'ai signalé les canaux des glandes, sans décrire les cellules qui leur correspondent. Ce sont de grosses cellules globuleuses, situées parmi les cellules épithéliales qu'elles écartent. Tantôt elles sont très claires et tantôt très foncées, selon l'état sécrétoire. Leur noyau, toujours arrondi, est sur une ligne inférieure à celle des autres noyaux épithéliaux. Elles se prolongent par un col, que remplit le canal intrachitineux, et dans ce col protoplasmique est formé un véritable canal intracellulaire (c, fig. 3, pl. XXXI), qui se colore en violet, comme la chitine basophile. Ce canal se termine en une ampoule, que je crois parfaitement close. La sécrétion la traverserait par osmose“ (l. c., p. 529).

Ich habe den Bau des Integuments am Kieferfuß von *Scolopendra* kennen gelernt und mich von dem Vorhandensein einzelliger Drüsen mit körnigem Secret überzeugen können, welches von sauren Farben tingiert wird. An einigen Stellen des Kieferfußes kann man eine außerordentlich starke Entwicklung solcher drüsigen Zellen beobachten; sie durchwachsen die ganze Masse der Hypodermis und entstehen gruppenweise nahe beieinander. Zwischen solchen kleinen Drüsen verbleiben Zwischenwände in Gestalt indifferenter hypodermaler Zellen. Allein bei übermäßiger Produktion von Secret zerreißen diese Zwischenwände, und mehrere Drüsen verschmelzen dann miteinander zu einer gemeinsamen von Secretkörnern angefüllten Höhlung, welche der oben beschriebenen zwischen der äußeren Wand des Ausführgangs und dem Chitin des Integuments gelegenen Höhlung analog ist.<sup>1)</sup> Eine solche Verschmelzung einzelliger Hautdrüsen ist von mir (24) in der Epidermis einiger Fische beobachtet worden (*Schizothorax intermedius*).

Indem sich diese Höhlung weiter nach vorn erstreckt, kann man beobachten, daß sie allmählich kleiner wird, und auf dem Niveau, wo der Ausführgang fast ganz in der Hypodermis verläuft, ist die Höhlung bereits ganz verschwunden.

Ich wage es nicht, irgend etwas Bestimmtes über die Rolle des Secrets dieser Höhlung auszusprechen; ich kann nur erwähnen, daß dasselbe augenscheinlich nicht in den Ausführgang der Giftdrüse gelangt, da in dessen entsprechendem Abschnitt keine den

---

1) Eine derartige Erscheinung habe ich in dem Integument des inneren Abschnitts der Gelenkung zwischen der Krallen- und dem basalen Glied des Kieferfußes beobachtet.

Öffnungen der einzelnen Drüsenkapseln analogen Öffnungen vorhanden sind.

Indem ich hiermit die Beschreibung des allgemeinen Baues der Giftdrüsen von *Scolopendra* abschließe, will ich nunmehr noch einige Einzelheiten desselben berühren. Ich kann die von DUBOSCQ (4) in seiner großen Arbeit gemachte Angabe bezüglich des Eindringens der Tracheen in das Gewebe der Drüse bestätigen. DUBOSCQ begnügt sich damit, ihre Anwesenheit zu konstatieren und zeichnet sie auf fig. 43 *tr.*, tab. 36, ohne Hinweis darauf, in welchen Teilen der Drüsenkapseln sie verlaufen und sich verzweigen. Nach meinen Beobachtungen gehen die Tracheen durch die äußere Hülle der Drüse hindurch und treten in die Wandungen der Epithel-Muskelkapseln ein, wo sie nicht selten innerhalb der Muskelzelle selbst verlaufen; ein Eindringen der Tracheen in die Höhlung der Kapseln und in die Drüsenzellen habe ich nicht beobachtet.

Einmal habe ich eine *Scolopendra* angetroffen, deren Giftdrüsen in bezug auf die Einrichtung des Ausführgangs von der gewohnten Form abwichen. Die eine der Drüsen dieses Exemplars ist in der Fig. 2, Taf. 5 abgebildet. Der ganze Unterschied läßt sich darauf zurückführen, daß der Austüßgang in dem Teile der Drüse, welcher dem vorderen Abschnitt des basalen Gliedes des Kieferfußes entspricht, einen blindgeschlossenen, nach außen gerichteten Auswuchs besitzt. Die Drüse der anderen Seite war normal gebaut.

Eine derartige Einrichtung des Drüsenganges könnte man als einen Hinweis auf deren früheres paarweises Vorkommen in jedem Kieferfuß auffassen, doch wird diese Annahme durch die Befunde der Entwicklungsgeschichte der Drüse nicht bestätigt, indem letztere, wie HEYMONS (10) dies nachgewiesen hat, in Gestalt einer Einstülpung, ohne irgend welche Verzweigungen, angelegt wird. Der hier beschriebene Fall muß demnach als eine Anomalie aufgefaßt werden.

---

DUBOSCQ (2, 3) hat in seinen Arbeiten die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Giftdrüsen von *Scolopendra* berührt, welche auch das Interesse späterer Autoren erweckt hat.

MACLEOD (14) hält die Drüse für eine differenzierte Trachee, und zwar auf Grund des Baues des chitinösen Ausführgangs der Drüse (namentlich seiner ringförmigen Verdickungen), wobei er die Drüsenzellen von den flachen Zellen der Tracheen ableitet. Die Ähnlichkeit der Tracheen mit Drüsen wird durch den gemeinsamen Typus ihrer Entwicklung bestärkt: beide werden durch Einstülpungen

des Integuments in das Innere des Körpers gebildet. Die auch jetzt noch aufrecht erhaltene Auffassung über die Abstammung der Drüsen von Tracheen scheint indessen weniger begründet zu sein als die umgekehrte Annahme, und zwar, daß die Tracheen sich aus den Drüsen entwickeln. Unter letzteren gibt es solche, welche leicht verdunstende Substanzen ausscheiden (Analdrüsen der Käfer); von diesem Vorgang ist nur ein Schritt bis zu einem Gasaustausch durch die Wandungen des Organs, welche Rolle denn auch die Tracheen ausüben.

Legt man im gegebenen Fall der Homologie die Art und Weise sowie den Ort der Entwicklung des Organs zugrunde, so werden den Giftdrüsen von *Scolopendra* auch die sackförmigen, zur Befestigung der Adductoren der Kieferfußkralle dienenden Chitinsehnern analog sein, welche in Gestalt einer analogen Einstülpung des Integuments entstehen (HEYMONS, l. c., Fig. 20 *tend*). Die Beziehungen zwischen Drüsen und Tracheen werden durch die Existenz von Tracheen bestätigt, in deren Wandungen einzellige Häutungsdrüsen liegen [MARTYNOW (15), PLOTNIKOW (26)].

ZOGRAFF (30), welcher gleichzeitig mit MACLEOD die Giftdrüsen von *Lithobius* beschrieben hat, glaubt dieselben auf Grund ihrer Lage und äußeren Gestalt mit den Giftdrüsen der Spinnen vergleichen zu können, die Coxalporen von *Lithobius* und die Abdominaldrüsen von *Geophilus* dagegen mit den subcutanen Drüsen der Insecten (l. c., p. 31). Eine derartige Vergleichung wird man, wenigstens in bezug auf die Giftdrüsen, nur in ganz allgemeinen Zügen durchführen können, da diese Gebilde ihrem Bau und ihrer embryonalen Entwicklungsweise nach nichts Gemeinsames miteinander aufweisen, mit einziger Ausnahme ihres ectodermalen Ursprungs. Ferner kann man die Cheliceren der Spinnen nicht unmittelbar mit den Kieferfüßen der Myriapoden homologisieren, indem erstere den Antennen der letzteren entsprechen (wenn man die Homologie dieser Gebilde getrennt von den Antennen der Insecten auffassen will). Man könnte von einer Homodynamie dieser Drüsen reden, wenn es zulässig wäre, eine derartige Beziehung zwischen Organen aufzustellen, welche verschiedenen Tieren angehören. Endlich gestattet es auch die letzte Tatsache — der Ort der Ausmündung der Drüse — nicht, diese Organe bei den Spinnen und den Myriapoden miteinander zu vergleichen. Bei den erwachsenen Tieren scheint der Ort der Ausmündung des Ausführungsgangs der gleiche zu sein, und zwar in der Nähe der Krallenspitze. Allein diese Stelle erweist sich bei *Scolo-*

*pendra* nach den Angaben von HEYMONS (10) als die definitive. Die Drüse wird in Gestalt einer Einstülpung des Integuments an der Basis des sechsten Kieferfußgliedes, d. h. seiner Krallen, angelegt (l. c., Fig. 20 *qlv*), und erst später erfolgt der Verschluß des nach vorn zu liegenden Integuments zum Rohr des Ausführungsganges (l. c., p. 100). Letztere Tatsache hatte ZOGRAFF (30) auf Grund der leichten Abspaltbarkeit des Ausführungsganges, da wo er mit dem Integument von *Lithobius* verwächst, vorausgesehen (l. c., p. 17).

Die Drüse mündet demnach erst dann an der Spitze der Krallen, wenn der Verschluß des Integuments zu einem Rohr erfolgt ist, eine Entwicklungsweise, welche sich von der von SCHIMKEWITSCH (27) für die Giftdrüsen von *Epeira* beschriebenen schroff unterscheidet. Bei letzterer werden die Drüsen in Gestalt einer kompakten Masse ectodermaler Zellen an der äußersten Spitze der Chelicerenkrallen angelegt (l. c., p. 61, fig. 30B *gl*).

EISIG (7) spricht sich in unbestimmter Weise über die Homologie der Giftdrüse aus. „Ob die Giftdrüse des zweiten Kieferfußpaares der Chilopoden in den Kreis der Coxal- oder Spinnrüsen gehört, ist fraglich. Dafür spricht ihre Beziehung zu einer Extremität; dafür spricht auch, daß nach TÖMÖSVÁRY ihr Bau demjenigen der Pleural- und Anal-, also auch der Coxalrüsen sehr ähnlich ist. Dagegen spricht die Beschaffenheit ihres Secrets“ (l. c., p. 387).

HERBST (9) gibt am Schluß seines Kapitels über die Giftdrüsen an, EISIG sei nicht abgeneigt, die Giftdrüsen der Chilopoden für den Coxalrüsen homodyname bzw. homologe Bildungen zu halten, und fügt hinzu: „Dafür würde offenbar ihre klar zutage liegende Hautdrüsennatur sprechen, während der Umstand dagegen Bedenken erregt, daß die einen an den Coxen, d. h. an den Basen der Beine, die anderen aber an den Spitzen des zu Giftfüßen umgewandelten Beinpaares nach außen münden“ (l. c., p. 17).

Diese Bemerkung von HERBST ist durchaus berechtigt, und ihr widerspricht nicht im geringsten die oben angeführte Erscheinung der Anlage der Giftdrüse an der Basis der Kieferfußkrallen, d. h. nicht an der Stelle ihrer Ausmündung an der Körperoberfläche des erwachsenen Tieres, indem auch hier keine Übereinstimmung mit den an der Basis des Beines entstehenden Coxalrüsen vorliegt.

Aus dem oben Angeführten geht hervor, daß eine spezielle Homologie für die Giftdrüsen der Myriapoden bis jetzt noch nicht festgestellt werden konnte. Die Ursache hierfür ist darin zu



suchen, daß die in ihren wesentlichsten Zügen von DUBOSCQ ausgearbeitete Analogie der Giftdrüsen von *Scolopendra* nicht genügend klargelegt worden ist. Die Schlußfolgerungen zu seiner ersten Arbeit (2) (p. 103—104) beendet dieser Autor mit den Worten: „En résumé tout concorde à montrer en la glande vénimeuse une simple invagination du tégument sans importante différenciation ultérieure“ (l. c., p. 104). Es ist ihm indessen nicht gelungen, eine Parallele zwischen dem Bau der Drüse und dem der Haut in allen Einzelheiten durchzuführen. „Quant au système des cellules glandulaires hypodermiques, leur disposition exacte est insuffisamment connue, et il serait oiseux de tenter là une homologie trop détaillée avec les tubes glandulaires de la glande vénimeuse“ (l. c., p. 109).

In seiner darauffolgenden, den Bauch- und Giftdrüsen von *Chaetechelyne vesuviana* NEWPORT gewidmeten Arbeit stellt DUBOSCQ (3) bereits eine vollständige Homologie zwischen den Bauchdrüsen (*Geophilidae*) und den Giftdrüsen der Myriapoden auf. Diesen Schluß hätte er übrigens schon in seiner ersten Arbeit ziehen können, wenn er die Angaben von PASSERINI (19) rechtzeitig verwendet hätte, der die Bauchdrüsen von *Geophilus gabrielis*, wenn auch allerdings nur recht oberflächlich, beschrieben hatte.

Der Bau dieser Bauchdrüsen zeigt eine auffallende Übereinstimmung mit dem der Giftdrüsen; ein Unterschied besteht nur darin, daß die Drüsenkapseln bei letzteren durch den Ausführgang, bei ersteren dagegen direkt an der Körperoberfläche nach außen münden. An der Ventralseite befindet sich in jedem Segment je ein rundes, in der Mittellinie des Körpers liegendes Schild. Dieses chitinöse Schild enthält 100—300 und mehr Öffnungen, durch welche von innen her bindegewebig-muskulöse Kapseln ausmünden, in deren Innern je eine Drüsenzelle liegt. Der Charakter des Baues dieser Kapseln stimmt in allen Einzelheiten mit dem der Giftdrüsen überein, und es bereitet keine Schwierigkeit, letztere von ersteren abzuleiten, wenn man sich vorstellt, daß das durchlöchernte Schildchen nach dem Innern des Körpers eingestülpt wird. In diesem Falle würde es sich in den Ausführgang der Giftdrüse verwandeln, wobei die anfangs in einer Horizontalebene angeordneten Kapseln um den Gang herum zu liegen kommen und den Körper der Drüse bilden würden.

EISIG spricht sich bezüglich der vermittels der oben erwähnten „pori ventrales“ ausmündenden Bauchdrüsen der *Geophilidae* dahin aus, daß dieselben mit den Coxal- oder Spinnndrüsen nichts Gemeinsames haben und gibt die Möglichkeit zu, dieselben der Gruppe

der „glandulae repugnatoriae“ (Wehrdrüsen) zuzurechnen (l. c., p. 387). Diese Wehrdrüsen stellen seiner Meinung nach bei den Myriapoden verwandelte Nephridien dar (l. c., p. 389). In seiner Tabelle der Phylogenie der Arthropodendrüsen läßt EISIG die Abstammung der Wehrdrüsen von Nephridien indessen als fraglich erscheinen (l. c., p. 403).

Eine flüchtige Kenntnisnahme des Baues der erwähnten Gebilde genügt vollständig, um jeden Gedanken an einen phylogenetischen Zusammenhang zwischen den Nephridien und den Bauchdrüsen der *Geophilidae* und durch deren Vermittlung auch mit den Giftdrüsen der Myriapoden kategorisch zurückzuweisen, indem letztere Organe zweifellos Derivate des Integuments darstellen; dabei entspricht die Bauchdrüse des betreffenden Segments von *Geophilus* genau genommen 200—300 einzelnen und selbständigen einzelligen Drüsen, welche in besonderen, in einer horizontalen Ebene angeordneten Kapseln liegen. Es ist klar, daß ihr Bau nicht die geringste Analogie mit Nephridien aufweist. Überhaupt legt EISIG eine etwas zu große Neigung zu phylogenetischen Schlußfolgerungen an den Tag und ist bemüht die ganze Mannigfaltigkeit der Arthropodendrüsen von nur 2 Quellen herzuleiten — Coxaldrüsen der Anneliden und deren Nephridien. Eine solche Beschränkung ist ganz künstlich, und es ist EISIG trotz seiner Bemühungen, die Drüsen in irgendeine der Gruppen unterzubringen, nicht gelungen, die Abstammung solcher Bildungen wie die Giftdrüsen der Spinnen und Myriapoden und die Zement-, Antennen- und Schalendrüsen der Crustaceen aufzuklären (l. c., p. 403).

Indem DUBOSCQ eine spezielle Homologie zwischen den Giftdrüsen der Myriapoden und den Bauchdrüsen der *Geophilidae* aufstellt, erklärt er doch nicht die gegenseitigen Beziehungen zwischen den ersteren und dem Integument in allen ihren Einzelheiten, obgleich er in seiner vorletzten Arbeit interessante Angaben über den Bau der Hypodermis und ihrer Drüsen bei den Myriapoden, die Befestigung der chitinösen Muskelfasern an der chitinösen Schicht u. a. m. mitteilt.

Wie mir scheint, ist es ihm aus dem Grunde nicht gelungen definitive Schlußfolgerungen aufzustellen, weil er den direkten Zusammenhang der Drüse mit der Hypodermis und den Übergang ihrer Bestandteile ineinander nicht untersucht hat. DUBOSCQ gibt eine irrige Auslegung von der Natur der Kapseln, in denen sich die Giftzellen befinden, indem er dieselben für bindegewebige Gebilde hält

(conjunctivo-musculaire). Ich habe oben darauf hingewiesen, daß in dem Bestand dieser Drüsenelemente indifferente hypodermale Zellen enthalten sind, d. h. epitheliale Gebilde, weshalb die Kapseln als Epithel-Muskelbildungen zu bezeichnen sind. Eine ähnliche Bedeutung haben zweifellos auch die analogen Kapseln der Bauchdrüsen der *Geophilidae*.

Auf Grund des Zusammenhangs zwischen den Giftdrüsen von *Scolopendra* und der Hypodermis wird man demnach die allgemeine Homologie der Elemente, aus denen sie bestehen, in nachstehender Gestalt formulieren können.

Integument.	Giftdrüsen.		
Chitin	Chitinöser Ausführungsgang	Ausführungsgang	<div> <div>der Epithel-</div> <div>Muskel-</div> <div>kapsel</div> </div>
Öffnungen desselben für den Austritt der Secrete der einzelligen Hautdrüsen	Öffnungen desselben für den Austritt des Secrets der Drüsenzellen		
Indifferentehypodermale Zellen	Epitheliale Auskleidung der Kapsel	Wandung	
An dem Chitin inserierende quergestreifte Muskelfasern	An der Wandung des chitinösen Kanals inserierende quergestreifte Muskelfasern		
Einzellige Hautdrüsen	Zu je einer in jeder Kapsel liegende Drüsenzellen	Inhalt	
Membrana propria	Äußere Hülle der Drüse		

Die Bauchdrüsen der *Geophilidae* sind ein nicht abgesonderter, aber differenzierter Komplex einzelliger Hautdrüsen, die Giftdrüsen der Myriapoden dagegen ein ebenso hochdifferenzierter, aber von der Hypodermis abgesonderter Komplex ähnlicher Elemente.

In der Deutung des morphologischen Wertes der Giftdrüsen von *Scolopendra* stimme ich in meinen Ansichten demnach mit DUBOSCQ überein, allein ich bestätige diese Schlußfolgerung in allen Einzelheiten der allgemeinen Homologie, welche dazu noch eine vollständige ist.

Auf Grund der obigen Mitteilungen wird man zu nachstehenden Schlußfolgerungen gelangen können:

1. Eine Giftdrüse befindet sich sowohl im basalen Gliede als auch in der Krallen der Extremität; sie entbehrt eines anatomischen ausgesprochenen Ausführungsgangs, indem ihr Körper unmittelbar mit der Hypodermis verwachsen ist. Als Ausführungsgang dient ein durchlöcherndes Chitinröhrchen, welches die Drüse durchsetzt und an der

Oberfläche des Integuments und in der Nähe der Spitze des Kieferfußes ausmündet.

2. Die Drüse wird von einer außerordentlich großen Anzahl Epithel-Muskelkapseln gebildet, in denen sich die Drüsenzellen befinden. Bei verstärkter Secretion können die Wandungen dieser Kapseln zerreißen, wobei sich das in ihnen enthaltene Secret zu einer gemeinsamen Masse vereinigt.

3. Die in die Drüse eintretenden Tracheen verlaufen innerhalb der Wandungen der Epithelmuskelkapseln und treten niemals in deren Höhlung oder in die Drüsenzellen ein.

4. Zwischen den Elementen der Drüse und denjenigen des Integuments läßt sich eine vollständige allgemeine Homologie aufstellen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. BACHELIER, L., La Scolopendre et sa piqure, Thèse, Paris 1887.
2. DUBOSCQ, O., La glande venimeuse de la Scolopendre, Thèse méd., Paris 1894.
3. —, Les glandes ventrales et la glande venimeuse de Chaetechelyne vesuviana, in: Bull. Soc. Linn. Normandie (4), Vol. 9, 1896, Newp.
4. —, Recherches sur les Chilopodes, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 6, 1899.
5. —, Sur l'histogenèse du venin de la Scolopendre, ibid. (3), Vol. 5, N. et R., 1898.
6. DUFOUR, L., Recherches sur le Lithobius, in: Ann. Sc. nat., Vol. 11, 1824.
7. EISIG, Monographie der Capitelliden, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 16, 1887.
8. GAEDE, Beiträge zur Anatomie der Insecten, in: WIEDEMANN's Zool. Mag., Vol. 1.
9. HERBST, Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden, in: Bibl. zool., Vol. 9, 1891.
10. HEYMONS, Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender, ibid., Vol. 13, 1901.
11. KARLIENSKY, Ueber die Giftdrüsen in den Kieferfüßen der Lithobiidae, in: Kosmos (Lemberg) 1883 (polnisch).
12. KUTORGA, Scolopendrae morsitantis anatome, Petropoli 1834.
13. LAUNOY, Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion (cellules à venin-cellules à enzyme), in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 18, 1903.
14. MACLEOD, Recherches sur l'appareil venimeux des Myriapodes, in: Bull. Acad. Sc. Belg., Vol. 45, 1878.
15. MARTYNOW, Über einige eigenthümliche Drüsen bei den Trichopterenlarven, in: Zool. Anz., Vol. 24, 1901.
16. MEINERT, Caput Scolopendrae, Copenhagen 1883.
17. MÜLLER, J. Zur Anatomie der Scolopendra morsitans, in: OKEN's Isis, Vol. 22, 1829.
18. NEWPORT, Monograph of the class Myriapoda, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 19, 1844.
19. PASSERINI, Sul organo ventrale del Geophilus Gabrielis, in: Bull. Soc. entomol. italiana, 1882.

20. PAWLOWSKY, E., Zur Kenntniss der Giftdrüsen von *Scorpaena porcus* und *Trachinus draco*, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 37, 1906, Fasc. 1, No. 7—8.
21. —, Zur Anatomie der Epidermis und ihrer Drüsen bei giftigen Fischen, *ibid.*, Vol. 38, 1907, Fasc. 1.
22. —, Sur les glandes cutanées des poissons venimeux, in: Nachrichten militär-med. Akad. St. Petersburg, Vol. 18, 1909 (russisch).
23. —, Ein Beitrag zur Kenntniss der Hautdrüsen (Giftdrüsen) einiger Fische, in: Anat. Anz., Vol. 34, 1909.
24. —, Über den Bau der Epidermis von Haut und Lippen bei *Schizothorax intermedius* und *Capoeta heratensis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Anat., 1911.
25. —, Zur Kenntnis des anatomisch-histologischen Baues des Geschlechtsapparates der Hymenopteren, in: Revue Russe Entomol., Vol. 11, 1911, No. 2.
26. PLOTNIKOW, W., Zur Kenntniss des Häutungsprozesses bei den Insekten, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 38, No. 1, 1907.
27. SCHIMKEVITSCH, W., Zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Araneina, Beilage zu Vol. 3 des Bull. Akad. Wiss. St. Pétersbourg, No. 5, 1886 (russisch).
28. SOULÉ, Appareil venimeux et venin de la Scolopendre, Thèse Montpellier 1885.
29. ZOGRAFF, Vorläufige Mitteilung über die Organisation der Myriapoda, in: Zool. Anz., Jg. 2, 1879.
30. —, Anatomie du *Lithobius forficatus*, in: Trav. Lab. zool. Univ. Moscou, Vol. 1, livr. 2, 1880 (en russe).

### Erklärung der Abbildungen.

- ag* Ausführgang  
*ea, ea<sub>1</sub>* Wandung des chitinösen Ausführgangs  
*ch* Chitin  
*dz* Drüsenzellen  
*em* Wandung der Epithelmuskelpinsel  
*ep* Epithelzellen  
*gd* Giftdrüse  
*h* Hypodermis  
*iz* indifferente Epithelzellen  
*kr* Krallen  
*m* quergestreifte Muskelzellen  
*mad* M. adductor der Krallen

*me* Membrana externa

*mi* zerrissene quergestreifte Muskelzellen

*oaq, oc* Öffnungen in der Wandung des chitinösen Ausführungsganges

*s* Secret

*sn* sackförmige Chitinsehne des Adductors der Krallen

*x* Übergang der hypodermalen Zellen in epitheliale Wandzellen der Drüsenkapseln

*y* Secret der miteinander verschmolzenen einzelligen Drüsen der Hypodermis

*z* Verdickungen der Epithelwandung der Drüsenkapsel vor der Mündung derselben in den Ausführungsgang

*z*<sub>1</sub> dieselben Verdickungen, aber im Querschnitte

*z*<sub>2</sub> ein Teil von der Peripherie einer solchen Verdickung

### Tafel 5.

#### *Scolopendra morsitans*.

Fig. 1. Giftdrüse von *Scolopendra morsitans*.

Fig. 2. Giftdrüse von *Scolopendra* mit Anomalie der Ausführungsganges (*a*).

Fig. 3. Teil eines Querschnittes durch die Giftdrüse. ZEISS Obj. C, Ok. 1. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin.

Fig. 4. Teil eines Querschnittes durch die Giftdrüse nach energischer Secretion. Die Wandungen der Epithelmuskelkapseln sind zerrissen, wodurch der typische Bau der Drüse, wie er auf der vorhergehenden Figur dargestellt ist, stark beeinträchtigt erscheint. ZEISS Obj. C, Ok. 1. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin.

Fig. 5. Teil eines schrägen Querschnittes durch eine Giftdrüse in der Nähe ihrer Außenfläche. Sowohl in den Wandungen der Kapseln, als in der äußeren Drüsenhülle sind Muskelzellen zu sehen. ZEISS Obj. DD, Ok. 4. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin.

Fig. 6, 7, 8. Querschnitte durch die Epithelmuskelkapseln in der Nähe des Ausführungsganges. Die schwarzen Punkte sind Schnitte durch die Muskelzellen, die großen Kerne gehören Epithelzellen an, welche die Drüsenkapseln von innen auskleiden. ZEISS <sup>1</sup>/<sub>12</sub> hom. Immers., Ok. 1. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin, Bordeauxrot.

Fig. 9. Teile von Querschnitten durch Epithelmuskelkapseln. ZEISS <sup>1</sup>/<sub>12</sub>, Ok. 4. Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 10. Längsschnitt durch die Wandung einer Epithelmuskelkapsel. Die die Muskelzellen bedeckenden Epithelzellen sind nur unten abgebildet. ZEISS <sup>1</sup>/<sub>12</sub>, Ok. 4. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin.

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch den Ausführungsgang und die umliegenden Teile der Epithelmuskelkapseln. *Z*<sub>2</sub> sind Verdickungen der Wandung der Drüsenkapsel an deren Ausmündung in den Ausführungsgang. ZEISS <sup>1</sup>/<sub>12</sub>, Ok. 4. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin.

Fig. 12. Teil eines Querschnittes durch den Ausführungsgang mit zwei Öffnungen in demselben und den umliegenden Teilen der Epithel-

muskelsapseln. Es sind die Befestigungen der Muskelfasern am Chitin zu sehen. Homog. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin.

Fig. 13. Kerne der Drüsenzellen von *Scolopendra*. ZEISS  $\frac{1}{12}$ , Ok. 5. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin.

Fig. 14. Querschnitt durch den Ausführungsgang der Giftdrüse im Bereiche seines Verlaufes zwischen den Hypodermiszellen (s. Fig. 18). Der Schnitt ist in der Linie *D-D* der Zeichnung Fig. 24, Taf. 2 geführt. ZEISS Obj. C, Ok. 4. Hämatoxylin, Eosin.

#### Tafel 6.

Fig. 15—19. Querschnitte eines Kieferfußes von einer soeben gehäuteten *Scolopendra*. ZEISS Obj. A, Ok. 4. Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 15. Ein Schnitt durch die Mitte des Basalgliedes eines Kieferfußes.

Fig. 16—19. Schnitte durch die Krallen eines Kieferfußes.

Fig. 16. Der Schnitt ist in der Linie *A-A* der Fig. 24 geführt.

Fig. 17. Desgl., aber in der Linie *B-B* der Fig. 24 geführt.

Fig. 18. Desgl., aber in der Linie *C-C* der Fig. 24 geführt.

Fig. 19. Desgl., aber in der Linie *D-D* der Fig. 24 geführt.

Fig. 20, 21. Querschnitte durch eine Giftdrüse in der Krallen der Extremität im Bereiche ihrer Verbindung mit der Hypodermis. ZEISS Obj. DD, Ok. 1. Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 20. Der Schnitt ist in der Linie *A-A* der Zeichnung 24 geführt (s. Fig. 16).

Fig. 21. Desgl., aber in der Linie *B-B* der Fig. 24 geführt (s. Fig. 17).

Fig. 22. Ein Teil von einem Querschnitte der äußeren Wandung der Giftdrüse. ZEISS  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4. Safranin.

Fig. 23. Tangentialschnitt durch die Wandung des chitinösen Ausführungsgangs und die demselben anliegenden Enden der Epithelmuskelsapseln der Drüsen. Der Schnitt ist in der Linie *P-P* der Fig. 26 geführt. Links die Chitinwandung mit den Öffnungen, rechts Querschnitte durch die ringförmigen Verdickungen der Kapseln. ZEISS  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4. Safranin.

Fig. 24. Schema der Giftdrüsen von *Scolopendra*. Längsschnitt durch den der Hypodermis anliegenden Teil der Drüsen.

Fig. 25. Schema der Giftdrüsen von *Scolopendra*. Ein Abschnitt vom mittleren Teile der Drüse.

Fig. 26. Schema für den Bau der Epithelmuskelsapseln der Drüsen.



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die Entwicklung von Cypris incongruens.

Von

**Kurt Müller-Calé.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

**Mit Tafel 7—12 und 25 Abbildungen im Text.**

---

## Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Material.

Technisches.

I. Eireifung.

II. Embryonalentwicklung.

1. Furchung.

Erster Teilungsschritt (1—2-Zellenstadium).

Zweiter Teilungsschritt (2—4-Zellenstadium).

Dritter Teilungsschritt (4—8-Zellenstadium).

Vierter Teilungsschritt (8—16-Zellenstadium).

Fünfter Teilungsschritt (16—32-Zellenstadium).

Sechster Teilungsschritt (32—64-Zellenstadium).

Siebenter Teilungsschritt (64—128-Zellenstadium).

2. Gastrulation (Bildung des primären Entoderms).

3. Periode der Zellvermehrung im primären Entoderm.

4. Sonderung der Organanlagen.

III. Schicksal der Richtungkörper.

IV. Anhang. Bemerkungen über Pilzinfektion.

Zusammenfassung der Ergebnisse und vergleichende Betrachtungen.

### Einleitung.

Durch zahlreiche Arbeiten haben wir eine recht eingehende Kenntnis von der Entwicklungsgeschichte verschiedener Entomostrakengruppen. Nur über die dem Naupliusstadium vorangehende Entwicklung der Ostracoden liegen sehr wenige Untersuchungen vor. Wir sind hier lediglich auf die vor 14 Jahren veröffentlichten Mitteilungen von WOLTERECK (1898) angewiesen, die keinen Vergleich mit den heute über die Furchung anderer Entomostraken bekannten Tatsachen zulassen. Aus diesem Grunde erschien eine eingehende Neuuntersuchung wohl wünschenswert. Besonders wichtig war es festzustellen, ob es sich bei den Ostracoden um eine determinierte oder nicht determinierte Entwicklung handelt und ob es möglich ist, eine Keimbahn nachzuweisen, wie dies bei einer Anzahl anderer Entomostraken gelang.

KÜHN (1912) ist der Ansicht, daß die mehr oder minder ausgesprochen determinative Entwicklung des Entomostrakeneies im Allgemeinen in enger Beziehung zu seinem Dotterreichtum und der Dotterverteilung steht. So finden sich bei den Cladoceren alle Übergänge von sehr dotterarmen Eiern bis zu solchen, die äußerst reich an Dotter sind. Bei 2 Formen, die dem ersten Typus angehören, bei *Moina* und *Polyphemus*, kennen wir nun determinative Entwicklung. GROBBEN (1879) fand bereits in der Blastophäre von *Moina* alle 3 Keimblätter, die Anlage der Keimdrüse und der Scheitelplatte differenziert. Ebenso gelang es KÜHN (1911 u. 1912) bei *Polyphemus* nachzuweisen, daß in der Blastula schon auf dem 118-Zellenstadium das Material für die 3 Keimblätter und die Genitalanlage völlig gesondert ist. Alle Angaben über andere Phyllopodenformen, die dotterreiche Eier besitzen, lauten auf nicht determinative Entwicklung, bei der von einer ziemlich umfangreichen ventralen „Blastozone“ aus eine Immigration zahlreicher Zellen zur Bildung des „unteren Blattes“ stattfindet, aus dem sich dann Entoderm, Mesoderm und bei den meisten Formen auch Urkeimzellen differenzieren. Doch zeigte VOLLMER (1912), daß bei den sehr dotterreichen Dauereiern von *Daphnia* wenigstens die Genitalzellen schon frühzeitig, noch vor der Bildung des unteren Blattes, gesondert auftreten. Determinierte Furchung finden wir, wie zuerst GROBBEN bei *Cetochilus* (1881) zeigte, bei einigen Copepoden. Auch hier schließt die Furchung mit einer aus wenigen Zellen bestehenden Blastula ab; Entoderm, Mesoderm und Keimzellen lassen sich auf bestimmte Blastomeren zurückführen.

Wie HAECKER (1897) und dann AMMA (1911) für Cyclopiden nachwies, läßt sich die Keimbahn bis zur ersten Furchungsteilung zurückverfolgen. Daß auch bei den dotterreichen Eiern der Cirripeden eine frühzeitige Sonderung der 3 Keimblätter eintritt, lehrt die Arbeit von BIGELOW (1902) über *Lepas*. Hier ist die Furchung total und inäqual; die Gastrulation vollzieht sich durch Epibolie, indem eine große dotterreiche Entodermzelle, welche sich erst später weiter teilt, von der Micromerenkappe überwachsen wird.

So war denn auch bei den Ostracoden trotz des großen Dotterreichtums ihrer Eier die Möglichkeit einer determinierten Furchung von vornherein nicht von der Hand zu weisen, zumal manche Beobachtungen von WOLTERECK dafür zu sprechen schienen. WOLTERECK (1898) sieht in dem gesetzmäßigen Auftreten von Phasendifferenzen in der Entwicklung analoge Erscheinungen wie bei Copepoden und glaubt auch hier an das frühzeitige Auftreten von Urkeimzellen.

Zweck dieser Arbeit ist es, diese Angaben nachzuprüfen und zu versuchen, die Furchung und die Keimblätterbildung der Ostracoden zu diesen Bildungsvorgängen bei anderen Entomostraken in Beziehung zu bringen.

An dieser Stelle möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat WEISMANN für das Interesse zu danken, mit dem er meine Arbeit verfolgte, auch dafür, daß er mir seine wertvollen Kulturen von *Cypris reptans* zur Verfügung stellte. Zu großem Dank verpflichtet bin ich ferner Herrn Prof. Dr. DOFLEIN für seine vielen Ratschläge und seine stets gleichbleibende Anteilnahme. Ferner möchte ich mir auch gestatten, Herrn Prof. Dr. SCHLEIP, der mich häufig mit seinem wertvollen Rat unterstützte, meinen herzlichsten Dank zu sagen. Besonderen Dank schulde ich Herrn Privatdozent Dr. KÜHN, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab und mir ebenso liebenswürdig wie unermüdlich helfend und ratend zur Seite stand.

### Material.

Das Material wurde aus den Altwässern des Rheins bei Breisach Ende Juli 1911 gesammelt.

Zur Untersuchung benutzte ich *Notodromas (Cypris) monacha*, *Cypris incongruens*, *Cypris serrata* und *Cypris reptans*. Ich hielt diese Formen den ganzen Winter und den darauf folgenden Sommer hindurch in Aquarien. Ernährt wurden die Tiere durch Stückchen von gekochten Kartoffeln. *Cypris reptans* ist eine Form, die außerordent-

lich anspruchslos und widerstandsfähig ist. Sie war ständig in großer Individuenzahl vorhanden. Bei *Notodromas monacha* und *Cypris incongruens* beobachtete ich, daß die Kolonien 1—2 Monate in großer Individuenzahl die Aquarien bevölkerten, um dann abzusterben und völlig zu verschwinden. Nach etwa 1 Monat traten sie dann wieder in größeren Mengen auf. So wechseln Perioden hoher Individuenzahl ziemlich regelmäßig mit solchen, wo überhaupt keine Tiere mehr vorhanden sind. Es scheint sich hier um zyklische Vorgänge zu handeln. Ob diese von äußeren oder inneren Bedingungen abhängen, bliebe zu untersuchen.

Für die vorliegende Arbeit eigneten sich besonders die Eier von *Cypris incongruens*, die in großen Paketen auf der Unterseite von Lemmablättchen abgelegt werden. Daher benutzte ich diese Art fast ausschließlich zur Untersuchung. Die Eier von *Cypris incongruens*, soweit ich sie untersuchte, erwiesen sich stets als parthenogenetisch.

### Technisches.

1. Fixierung und Vorbehandlung. Die Eipakete von *Cypris incongruens* wurden fixiert, wenn sie 5, 10, 20, 30 und 60 Tage alt waren. Als Fixierungsflüssigkeit verwandte ich das Sublimat-Eisessiggemisch nach GILSON-PETRUNKEWITSCH, das vorher bis zum Sieden erhitzt wurde. Hierin beließ ich die Eier 4—5 Stunden. Zur Kontrolle wurde auch mit Sublimatalkohol fixiert. Vorteilhaft zeigte sich eine 2—3 tägige Vorbehandlung mit salzsaurem Alkohol, in dem Pepsin gelöst war, um den sonst schwer schneidbaren Dotter zu korrodieren.

2. Einbettung. Nach mannigfachen Versuchen mit anderen Methoden erwies sich als einzig geeignete die Kollodium-Cedernholzöl-Methode, die seit einigen Jahren im hiesigen anatomischen Institut bei der embryologischen Technik eingeführt worden ist.

- a) Aus Alkohol 96 % kommen die Objekte in ein Gemisch von
- b) Alk. 96 + Kollodium (pharmazeutische Lösung 4 %) im Verhältnis 2:1 auf 5—7 Tage; dann
- c) in eine Mischung von Cedernholzöl + Chloroform 1:1 auf 2 bis 3 Tage;
- d) hierauf Einbettung in Paraffin 42 auf  $\frac{1}{2}$  Stunde;
- e) schließlich in Paraffin 48 auf 2—3 Stunden.

Es empfiehlt sich beim Überführen in das Cedernholzöl-Gemisch im Interesse der besseren Schneidbarkeit nur eine möglichst dünne

Kollodiumschicht am Objekt zu belassen. Aus demselben Grunde wählte ich selbst in den heißeren Sommermonaten Paraffin 48 zum Einbetten.

Bei dieser Methode erhielt ich einwandfreie Schnitte, die sonst besonders in den ersten Furchungsstadien nur schwer zu bekommen sind; denn die dotterreichen Eier reißen leicht infolge ihrer Sprödigkeit. Die Schnittdicke betrug  $7,5\mu$  und  $10\mu$ .

3. Färbung. Auch hier erwies sich der Dotterreichtum äußerst hinderlich; denn der Dotter wird durch alle Kernfarbstoffe mitgefärbt. Ich benutzte hauptsächlich DELAFIELD'sches Hämatoxylin und Eosin. Daneben ergab auch häufig die Doppelfärbung Boraxkarmin-Bleu de Lyon schöne, klare Bilder. Ferner benutzte ich einigemal Eisenhämatoxylin, entweder allein oder mit Lichtgrün. Hierbei erschien es nötig, statt mit Eisenalaun mit salzsaurem Alkohol zu differenzieren, weil es sonst nicht möglich war, den Dotter hinreichend zu entfärben (TRETJAKOFF 1903 bei *Ascaris*). Schon SCHLEIP (1908) bemerkt, daß bei der Behandlung nach HEIDENHAIN die Dotterschollen des Ostracodeneies stets so stark gefärbt blieben, daß kein einwandfreies Resultat zu erzielen war.

### I. Eireifung.

Die Vorgänge der Eireifung bei Ostracoden wurden von WOLTERECK (1898) und später von SCHLEIP (1908) untersucht, und zwar behandelte WOLTERECK ausschließlich, SCHLEIP neben bisexuellen Formen die parthenogenetischen Eier von *Cypris incongruens*. Indes ist beiden Verfassern eine Beobachtung entgangen, die mir von allgemeinem Interesse zu sein scheint. Es handelt sich um das Schicksal der Eicentrosomen bei Eiern, die sich parthenogenetisch entwickeln. Es wurde in mehreren Arbeiten nachgewiesen, daß die Centrosomen bei befruchtungsbedürftigen Eiern verschiedener Tierarten entweder schon während der Reifung nicht mehr nachzuweisen sind oder am Ende ihres Verlaufes degenerieren (z. B. MACFARLAND, 1897). Die Centrosomen, die die Pole der 1. Furchungsspindel bilden, stammen ausschließlich aus dem Spermatozoon.

In den Richtungsspindeln parthenogenetischer Eier hat man noch nie deutliche Centrosomen beobachten können. Auch Sphäre und Polstrahlung fehlt wohl regelmäßig. Über das Schicksal des Eicentrosoms ließ sich nichts ermitteln; nur PETRUNKEWITSCH (1902), der die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina* beschrieben hat, konnte es weiter verfolgen. Hier löst sich das Ei-

centrosom. das eine Strahlung ausgebildet hat, vom Keimbläschen los und wandert ins Eiinnere. Dort verharret es während der Richtungssteilung. Nach Abschnürung des 1. Richtungskörpers rundet sich der Eikern ab und wandert gegen das Centrosom zu in die Eimitte. Wenn er hier angelangt ist, teilt sich das Centrosom, und die Tochtercentrosome stellen sich an die Pole der 1. Furchungsspindel. Somit stammen nach PETRUNKEWITSCH die Centrosomen der 1. Furchungsspindel von dem Eigentrosom ab und sind keine Neubildung.

FRIES (1909), der ebenfalls *Artemia* untersuchte, gibt an, daß er eine Wanderung des Eicentrosoms bzw. einer Sphäre nach dem Eizentrum nie beobachtet hat und kann nicht angeben, woher die Furchungszentren stammen. Da auch der kurzen Mitteilung von PETRUNKEWITSCH eine ausführliche Arbeit nicht folgte, konnte das von ihm beschriebene Verhalten als wenig gesichert gelten, fand auch kaum in der cytologischen Literatur Erwähnung.

Indes konnte ich Vorgänge bei der Eireifung von *Cypris incongruens* feststellen, die den von PETRUNKEWITSCH bei *Artemia* beobachteten gleichen. Somit glaube ich, daß auch seine Angaben richtig sind.

Das frisch abgelegte Ei hat die Gestalt eines Rotationsellipsoids, dessen Achsen im Verhältnis 4:3 stehen. Seine Längsachse mißt etwa 0,1—0,12 mm, seine Querachse 0,075 mm.

Bei der Färbung mit Boraxkarmin-Bleu de Lyon sieht man das ganze Ei durchzogen von einem netzartigen Gerüstwerk von zarten Plasmafäden, die nach allen Seiten hin ausstrahlen. Der Eikern befindet sich innerhalb einer größeren Plasmaansammlung, die etwa im Zentrum des Eies in diesem Gerüstwerk aufgehängt ist. Die Eier sind sehr dotterreich. In das außerordentlich dichte Netz der Plasmafäden sind die runden Dotterschollen eingebettet, die eine gleichmäßige Größe und Beschaffenheit aufweisen. Die Eioberfläche ist von einem dünnen Keimhautblastem überzogen. In das zähflüssige Hyaloplasma sind zahlreiche Granula (Plasmamicrosomen) eingelagert (s. Fig. 18).

Meist hat der Kern bei der Ablage des Eies bereits ein amöboides Aussehen. In einzelnen Fällen ist jedoch die Kernmembran noch erhalten (Fig. 1 u. 2). Fig. 3 zeigt uns den Kern eines solchen Eies mit Nucleolus und 12 Chromosomen. Die Eiablage scheint nicht zu einem ganz bestimmt fixierten Zeitpunkte der Entwicklung vor sich zu gehen. Die Bildung der Richtungsspindel kann nach SCHLEIP (1908) bereits innerhalb des Eileiters stattfinden. Andererseits kann

ich feststellen, daß der letzte Teil der während der Wachstumsperiode stattfindenden Umbildungen noch im schon abgelegten Ei sich vollziehen kann.

SCHLEIP beschreibt die Umbildung des Chromatins während der Wachstumsperiode bei verschiedenen Ostracodenarten. Auch bei *Cypris incongruens* kann man entsprechende Umbildungen verfolgen. Die Chromosomen bleiben immer erhalten, wenngleich sie ihre Gestalt und Größe verändern. Diese Veränderungen müssen wohl im Zusammenhang stehen mit den zu dieser Zeit wahrscheinlich besonders lebhaften Stoffwechselvorgängen, die sich zwischen Kern und Zelle abspielen (Fig. 4–7). Die Seriierung dieser Stadien ist veranlaßt durch den Vergleich mit den übrigen Vorgängen während der Eireifung und besonders durch die entsprechende Anordnung in SCHLEIP's ausführlicher Arbeit (1908). Das Chromatin lockert sich auf und nimmt allmählich die Gestalt von schwach färbbaren gebogenen Strängen an (Fig. 5). Hierauf tritt wieder eine Kondensation des Chromatins zu stark färbbaren dicken Strängen mit rauher zackiger Oberfläche ein (Fig. 6). Diese Chromatinstränge bilden sich dann in die Chromosomen der Richtungsspindel um. In Fig. 7 lassen sich 24 einzelne kugelförmige Chromosomen zählen, die paarweise zusammenliegen und höchstwahrscheinlich durch Längsspaltung aus den 12 somatischen Chromosomen hervorgegangen sind. 12 stellt die somatische Normalzahl der Chromosomen dar, wie sich aus allen späteren Teilungen der Embryonalzellen ergibt (vgl. Fig. 19).

Der Nucleolus, der ursprünglich kompakt war, nimmt ein vacuolisirtes Aussehen an und löst sich allmählich auf. Während sich der Hauptnucleolus verkleinert, treten viele kleine Nebennucleoli auf (Fig. 6). Haupt- und Nebennucleoli färben sich verschieden, erstere stark, letztere weisen einen grauen Ton auf. Sie haben die Gestalt von Tröpfchen und sind ebenfalls vacuolisirt. Wenn die Chromosomen der Richtungsspindel gebildet sind, ist die Auflösung bereits vollendet. Die einzelnen Tropfen scheinen an der Kernperipherie miteinander zu verfließen. Das Kernplasma erhält an diesen Stellen ein etwas dunkler tingiertes, stark vacuolisirtes Aussehen (Fig. 7).

Während der Eikern immer mehr amöboide Gestalt annimmt, fließt das Plasma des Gerüstwerkes der Eizelle an einzelnen Knotenpunkten zu kleinen Inseln zusammen, die stark färbbar sind und in diesem Stadium stets auffällig in Erscheinung treten (Fig. 2 und Fig. 17). Es scheint sich hier um einen bestimmten Stoffwechselvorgang zu handeln, der regelmäßig in diesem Stadium der Eireifung

auftritt. In späteren Stadien ist eine derartige Kontraktion des Plasmas zu vielen kleinen Inseln nie zu beobachten. Bei Boraxkarminfärbung sind die Chromosomen nur schwach sichtbar, weil sich die Microsomen des Plasmas sehr stark färben (Fig. 17). Bei Hämatoxylinfärbung treten sie jedoch deutlich sichtbar hervor. Späterhin verschwinden die eben beschriebenen Plasmainseln wieder, und das Gerüstwerk nimmt seine frühere wabige Struktur wieder an, wie in Fig. 18. Von dem amöboiden Eikern lösen sich nacheinander 2 Plasmainseln ab, die eine deutliche Strahlung aufweisen (Fig. 8). Durch den weiteren Entwicklungsverlauf wird erwiesen, daß wir es hier mit 2 Teilungszentren zu tun haben, die vom Oocytenkern wegwandern. Im Gegensatz zu *Artemia* hat sich hier offenbar das Centriol bereits vor der Loslösung vom Eikern in 2 Centriolen geteilt, die dann getrennt voneinander beide einen selbständigen Plasmabezirk beherrschen. Centriolenartige Körnchen konnte ich allerdings bei der Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin nur ausnahmsweise darstellen (Fig. 11, 12, 14). Bei der Färbung nach HEIDENHAIN, die ich mehrfach versuchte, blieben die Dotterschollen so stark gefärbt, daß ich kein einwandfreies Resultat erhielt. Die wahrscheinlich unter dem Einfluß des Centriols entstandenen Strahlungen bilden sich später zurück, und wir haben dann 2 Plasmainseln vor uns, die im Gerüstwerk der Plasmafäden aufgehängt sind. Die Lage der beiden Plasmainseln im Eiinnern und ihr gegenseitiges Lageverhältnis kann ein sehr verschiedenes sein, wie die folgenden Abbildungen beweisen. Der amöboide Eikern wandert der Eioberfläche zu (Fig. 9) und wandelt sich dort in die Richtungsspindel um. Er gelangt schließlich stets an eine Längsseite des ovalen Eies, niemals habe ich den Richtungskörper an der Spitze oder in der Nähe der Spitze, sondern immer annähernd in der Mitte einer Längsseite getroffen. Die Chromosomen ordnen sich zur Äquatorialplatte um; aus einer ursprünglich vielpoligen Spindel entsteht eine zweipolige. Centrosomen- oder Sphärenbildung konnte ich hierbei ebensowenig beobachten wie SCHLEIP (1908) und WOLTERECK (1898). Die Richtungsspindel stellt sich nunmehr radial zur Eioberfläche ein. Fig. 10 und Fig. 18 zeigen die Richtungsspindel in Metaphase. Von schleifenförmigen Chromosomen in der Äquatorialplatte, wie sie WOLTERECK beschrieb, konnte ich nie etwas bemerken. Die Chromosomen hatten stets kugelförmiges Aussehen (Fig. 18). Die Richtungsspindel besteht im Gegensatz zu dem mit Microsomen durchsetzten Plasma des Gerüstwerks aus körnchenfreiem



Plasma, das ziemlich homogen erscheint. Eine eigentliche Spindelstruktur, wie Spindelfasern u. dgl., habe ich nicht wahrnehmen können. Fig. 11 zeigt die Richtungsspindel in Polplattenformation. Ich muß hier darauf aufmerksam machen, daß sich die Richtungsspindel zur Teilung nicht immer radial einstellt, sondern ihre ursprüngliche tangentielle Lage beibehalten kann. WOLTERECK beschreibt die Richtungsteilung folgendermaßen: „Die innere Polplatte tritt nun als Furchungskern in die Mitte des Eies, während die äußere Chromatinplatte an der Eiperipherie mitsamt der Hauptmasse des Achromatins liegen bleibt. Dieser periphere Rest der Richtungsspindel geht in die Bildung der Richtungszelle ein, welche sich nachträglich vom Eiplasma abgrenzt“ (vgl. seine figg. 32 u. 33). Ich habe demgegenüber, wie auch SCHLEIP, stets gefunden, daß der Richtungskörper während der Telophase sich von der Eizelle abgrenzt, wie bei einer normalen Zellteilung die Tochterzellen durch Scheidewandbildung sich voneinander trennen. Fig. 11—15 führen 5 aufeinander folgende Stadien aus der Bildung des Richtungskörpers vor Augen. Ohne daß eine Einfurchung der Plasmaoberfläche stattfände, grenzt sich die Richtungszelle durch eine Plasmaschicht vom Ei ab. Der Richtungskörper ist verhältnismäßig groß und schließt zahlreiche Dotterschollen in seinen Zellgrenzen ein. Zuerst ist er flach ausgebreitet, zieht sich aber dann mehr kuglig zusammen (Fig. 12—16; 20 u. 21). Während bei *Cypris fuscata* nach SCHLEIP (1908) sowohl im Furchungskern wie im Richtungskörper gleich nach ihrer Trennung Chromosomen sichtbar sind, ist dies bei *Cypris incongruens* nicht der Fall. Eikern und Richtungskörper haben zunächst ein blasiges Aussehen (Fig. 14). Während der letzten Stadien der Richtungsteilung vergrößern sich die beiden Plasmainseln im Innern des Eies bedeutend und bilden mächtige Strahlungen aus. Unter dem Einfluß des Centriols erfolgt augenscheinlich ein gewaltiger Zufluß aus dem umgebenden Plasmanetzwerk zum Centriol hin. Diese Vergrößerung des Plasmahofes stimmt zu neueren Anschauungen, die die ganze Strahlung lediglich als Flüssigkeitsstrahlung des Hyaloplasmas auffassen, die unter dem Einfluß des Centriols erfolgt.

Der blasige Furchungskern gerät in den anziehenden Einfluß der beiden Sphären und wandert zwischen sie ein (Fig. 15). Ein Plasmastrang bezeichnet den zurückgelegten Weg. Die beiden Pole des sich ellipsoid in die Länge streckenden Kernes treten in Verbindung mit den Sphären. Aus diesem Zustand geht der Kern in die Prophase der 1. Furchungsteilung über (Fig. 16).

## II. Embryonalentwicklung.

### 1. Furchung.

Erster Teilungsschritt (1—2-Zellenstadium).

Fig. 20 zeigt die Prophase der 1. Furchungsteilung und zwar das Stadium des „segmentierten Knäuels“:

In Fig. 21 sehen wir die Furchungsspindel in Anaphase. Durch den an der Eioberfläche liegenden Richtungskörper wird der animale Eipol bezeichnet. Ihm gegenüber liegt der vegetative Pol. Die Sphären der 1. Furchungsspindel stellen sich in einer annähernd auf der vom animalen zum vegetativen Pol ziehenden Plasmaachse (primäre Eiachse) senkrecht stehenden Ebene ein. Die 1. Furchungsspindel steht demgemäß in der Längsachse des Eies.

Bei der nun folgenden 1. Teilung kommt der Richtungskörper in die Furche I zu liegen. Die 1. Teilungsebene ist meridional. Es entstehen 2 adäquale Blastomeren. Der Spindelrest bleibt eine Zeitlang als Protoplasmaverbindung zwischen den Ruhekernen des Stadiums 2 erhalten. Eine eigentliche Furche, eine Einfaltung der Eioberfläche, kommt nicht zustande; die Plasmabezirke der beiden ersten Blastomeren grenzen sich durch „Scheidewandbildung“ voneinander ab. Die Grenzfläche der Blastomeren erscheint zunächst als recht breite Plasmaschicht, die auch einzelne Dotterschollen einschließt; erst allmählich bildet sich in ihr eine dünne Grenzlamelle heraus.

Fig. 22 und 23 zeigen die Rekonstruktion der Tochterkerne. Es erfolgt im Gegensatz zu Copepoden (HAECKER, 1897, AMMA, 1911), Cladoceren (KÜHN, 1908, 1912), Cirripeden (BIGELOW, 1912) keine Umwandlung der Einzelchromosomen in Caryomeren, die erst dann zu einheitlichen Ruhekernen verschmelzen. In Fig. 23 haben die Kerne blasiges Aussehen, die Chromosomen verschwinden. Schon während der Telophase ist die Plasmahülle um die Kerne in zwei Sphären an beiden Polen der Kerne auseinandergezogen. Offenbar haben sich hier die Centrosomen bereits für den nächsten Teilungsschritt geteilt.

Dem Teilungsapparat wohnt augenscheinlich bei *Cypris* die Tendenz inne, sich schon sehr früh zu verdoppeln. Dasselbe fanden wir ja auch bei dem Sichverdoppeln des Centriols für die 1. Furchungsteilung, das schon vor der Reifung stattfand (Fig. 8).

Dies steht im Gegensatz zu dem Verhalten von *Artemia*, wo die Teilung des Centriols erst spät am parthenogenetischen Furchungskern stattfindet.

### Zweiter Teilungsschritt (2—4-Zellenstadium).

Die beiden sich nunmehr ausbildenden Furchungsspindeln des 2 Zellenstadiums liegen zunächst in derselben Ebene wie die Furchungsspindel und parallel zueinander. Dann beginnen sie sich zu drehen, bis sie in parallelen Ebenen einen spitzen Winkel miteinander bilden. Und zwar nehmen sie eine im Verhältnis zum Richtungskörper schwach läotrope Stellung gegeneinander ein, d. h. sie zeigen in parallelen Ebenen vom animalen Pol aus gesehen in zur Uhrzeigerdrehung entgegengesetztem Sinne von unten nach oben (Fig. 24 u. 25, in denen die näher beim Beschauer gelegene Sphäre dunkler gehalten ist). Gleichzeitig tritt hier eine geringe Phasendifferenz auf. Die in der Teilung weiter fortgeschrittene Spindel bezeichne ich mit *CD*, die anderen mit *AB*. Fig. 24 und 25 zeigen *AB* noch in Prophase und zwar im Stadium des segmentierten Knäuels, *CD* im Beginn der Metaphase, bei der Bildung der Äquatorialplatte. In Fig. 25 ist der Winkel, den die beiden Spindeln miteinander bilden, fast zu einem rechten geworden. Die Neigung der beiden Spindeln gegeneinander ist aber nur selten so stark. Fig. 26 I und II zeigt ein Ei, indem die Teilungsvorgänge noch weiter fortgeschritten sind. Hier befindet sich die Spindel *AB* im Zustand der Anaphase, *CD* bereits in Telophase. Hier liegt ein 3-Zellenstadium vor. Das Blastomer *CD* weist bereits die 2. Furche auf, die ebenfalls meridional verläuft. Die Richtungszelle hat sich hier bereits geteilt. Im Gegensatz zu WOLTERECK bin ich der Ansicht, daß die Teilung mitotisch verläuft (Fig. 23). Ich werde das Verhalten des Richtungskörpers später in einem besonderen Abschnitt eingehend erörtern. In der Astrosphäre der Spindeln der Blastomeren findet sich je eine hellere Stelle mit mehreren centriolenartigen Körperchen.

Das nächste Stadium, Fig. 27 I und II, zeigt uns die Phasendifferenz zwischen den beiden Spindeln wieder ausgeglichen; denn gewisse Kernstadien pflegen länger zu dauern als andere, so besonders die Ruhestadien und das Stadium der Telophase. Die Furche II, die beim Übergang zum Stadium 4 entsteht, verläuft infolge der schwach läotropen, annähernd latitudinalen Spindelstellung nicht einheitlich in der Längsachse des Eies um dieses herum, sondern jede der beiden Blastomeren des Stadiums 2 weist ihre eigene

Furchungsebene auf, die annähernd senkrecht zu der betreffenden Spindel steht (s. Textfig. A. Auf diese Weise entstehen die vegetative und die animale Brechungsfurche. Diese ist durch den bzw. die Richtungskörper gekennzeichnet.

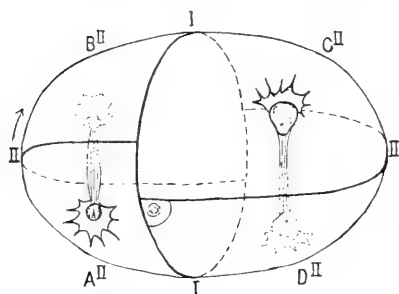


Fig. A.

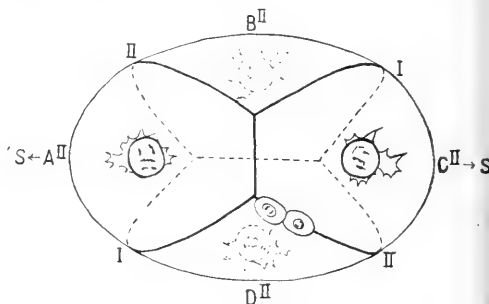


Fig. B.

Es erfolgt nunmehr eine Drehung der durch den Teilungsschritt II. entstandenen Zellen  $A''$ — $D''$  um  $45^\circ$  und zwar in der Richtung des Uhrzeigers, bis  $A$  und  $C$  an den spitzen Enden der eiförmigen Schale,  $B$  und  $D$  an ihren Seiten liegen (Fig. 27 und Textfig. A).

Die aus dem II. Teilungsschritt hervorgegangenen Blastomeren habe ich mit  $A$ ,  $B$ ,  $C$ ,  $D$  bezeichnet. Durch Hinzufügung des römischen Exponenten II wird im Anschluß an KÜHN (1912) der Teilungsschritt bezeichnet, aus dem diese 4 Zellen hervorgegangen sind. Will ich in späteren Furchungsstadien nur die 4 Quadranten als solche betrachten, so lasse ich die Indizes fort.

Im Stadium 4 haben die 4 Zellen  $A''$ — $D''$  die in Textfig. B gezeichnete Lage. Die Ruhekerne haben sich entsprechend den Brechungsfurchen und der durch diese bedingten Zellgestalt so angeordnet, daß  $A$  und  $C$  in einer höheren Ebene liegen als  $B$  und  $D$ . Der Richtungskörper oder seine beiden Abkömmlinge liegt gewöhnlich an der Zellgrenze von  $C$  und  $D$  nahe der animalen Brechungsfurche. Es verhalten sich animale und vegetative Brechungsfurche in ihrer Länge wie 3:4. Die animale und vegetative Furche stehen bei Aufsicht auf den animalen Pol senkrecht aufeinander. In den Textfiguren, die schematische Rekonstruktionen nach Schnitten darstellen, sind die einzelnen Quadranten durch stärkere Grenzlinien voneinander gesondert. Die animale Furche wurde durch eine stärkere durchgezogene Linie gekennzeichnet, die vegetative durch

eine stärkere gebrochene Linie. In den Tafelabbildungen der folgenden Stadien wurden die verschiedenen Quadranten durch verschiedene Farbgebung der Kerne bzw. Spindeln voneinander unterschieden, und zwar *A* weiß, *B* braun, *C* karmin, *D* blau. Die animale Furche wurde in schematischer Weise hervorgehoben durch ....., die vegetative durch .....

Die primäre Eiachse zieht von der animalen zur vegetativen Brechungsfurche. In Textfig. B sehen wir bei Aufsicht auf den animalen Pol die Zellen  $A''$ ,  $B''$ ,  $C''$ ,  $D''$  in Richtung des Uhrzeigers auf einander folgen. Schnitte, die in der Richtung durch  $A''$ ,  $C''$  hindurch verlaufen, werde ich in Zukunft als Sagittalschnitte bezeichnen, solche, die senkrecht hierzu durch  $B''$ ,  $D''$  verlaufen, als Querschnitte. Solche Schnitte, die senkrecht zur Plasmaachse (primären Eiachse) verlaufen, bezeichne ich als Horizontalschnitte oder als Frontalschnitte.

### Dritter Teilungsschritt (4—8-Zellenstadium).

Textfig. C—E und Fig. 28—30 zeigen die Vorgänge, die zur Bildung des 8-Zellenstadiums führen. Auch hier finden wir eine Phasendifferenz zwischen *A*, *B* einerseits und *C*, *D* andererseits. Während *A* und *B* sich noch in Prophase befinden, sind *C* und *D* bereits in das Stadium der Äquatorialplatte eingetreten. Fig. 28 I zeigt einen frontal geneigten Querschnitt, der in Richtung der Spindel *C* verläuft. Schnitt II enthält die 3 anderen Kerne *A*, *B*, *D*.

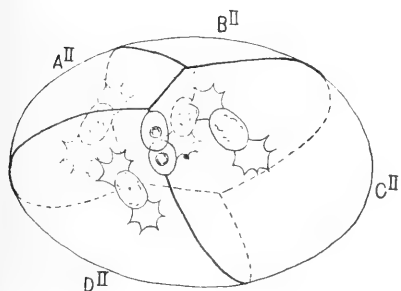


Fig. C.

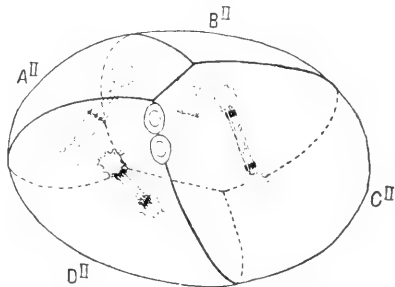


Fig. D.

Fig. 29 I u. II führt uns 2 Sagittalschnitte vor Augen, in denen die Kerne in der Teilung bereits weiter vorgerückt sind. *A* und *B* befinden sich noch im Stadium der Metaphase (Äquatorialplatte),

während *C* und *D* sich bereits in später Anaphase befinden. Zwischen *C* und *D* besteht auch eine, indes geringe Phasendifferenz. Entsprechend der Alternanzregel ist die Spindelstellung jetzt annähernd senkrecht zu der Spindelstellung während des II. Teilungsschrittes. Dort hatten wir eine schwach läotrope, annähernd latitudinale Spindelstellung. Jetzt kann man sie als durchaus meridional bezeichnen. Indes ist noch Folgendes zu bemerken. Textfig. D zeigt die Konvergenz der Spindeln *A* und *C* gegen die animale Furche. Sie liegen im ganzen genommen höher als die Spindeln *B* und *D*, die gegen die vegetative Furche konvergieren. Die Spindeln sind also paarweise (*A* u. *C*, *B* u. *D*) auf zwei sich gegenseitig durchdringenden Kegelmänteln angeordnet. Beim Spiraltypus der Furchung lassen sich die Spindeln des III. Teilungsschrittes, die eine dextro-trope Lage haben, auf einem Kegelmantel anordnen.

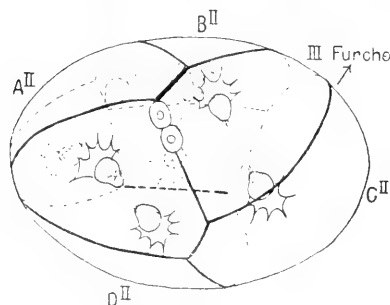


Fig. E.

Weiterhin haben mir viele Präparate die Spindeln von *A* und *B* in Anaphase, die von *C* und *D* in Telophase gezeigt. In *C* und *D* war auch die Zellteilung schon durchgeführt, während dies in *A* und *B* nicht der Fall war. Es schob sich also zwischen Stadium 4 und 8 sozusagen ein 6-Zellenstadium ein. Es läßt sich also gut anschaulich machen, wie beim Fortschreiten der Teilung

die Phasendifferenz zwischen *A*, *B* einerseits und *C*, *D* andererseits erhalten bleibt. In den Endstadien der Teilung indes verschwindet diese Phasendifferenz.

Textfig. E und Fig. 30 I—III zeigen uns in allen 4 Quadranten die Spindeln in Telophase, im Stadium der Rekonstruktion der Tochterkerne. Entsprechend dem Umstand, daß die beiden Spindeln *A*<sup>II</sup> und *C*<sup>II</sup> höher liegen als *B*<sup>II</sup> und *D*<sup>II</sup>, liegen auch die neu entstandenen III. Furchen in den Quadranten *A* und *C* höher als in *B* und *D*. Auf diese Weise entstehen 4 neue seitliche Brechungs-furchen (Textfig. E). Die Furche III verläuft also latitudinal. Fig. 30 zeigt uns 3 sagittal gedrehte Querschnitte. Die Schnittrichtung verläuft parallel zur Richtung der Spindel in *A*. Die in Rekonstruktion befindlichen Tochterkerne sind noch durch Spindelreste in Verbindung. Die seitlichen Brechungs-furchen sind

schon ausgebildet. Im Innern bemerken wir einen Spalt, die Furchungshöhle, zwischen den Blastomeren. Dieser Spalt wird sich späterhin erweitern und die Richtungskörper, die noch an der Oberfläche liegen und den animalen Pol bezeichnen, in sich aufnehmen.

Den Abschluß des III. Teilungsschrittes bildet ein Stadium mit 8 Ruhekernen. Es liegen die Kerne der 8-Zellen paarweise in 4 verschiedenen Höhenlagen. Ich bezeichne die vegetativen Zellen mit großen, die animalen mit kleinen Buchstaben. In der obersten Ebene (oben = dem animalen Pol am nächsten) finden wir die Kerne  $a^{III}$  und  $c^{III}$ , dann  $b^{III}$  und  $d^{III}$ , hierauf  $A^{III}$  und  $C^{III}$  und in der untersten Ebene die Kerne  $B^{III}$  und  $D^{III}$ .

Fassen wir nochmals in einer Tabelle die Vorgänge der Teilung zusammen.

Quadrant	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>B</i>
Stadium 4	$K^{II}$ $R$	$K^{II}$ $R$	$K^{II}$ $R$	$K^{II}$ $R$
	$An$	$An$	$P$	$P$
Stadium 6	$T$	$T$	$An$	$An$
	$T$	$T$	$T$	$T$
Stadium 8	$2 K^{III}$ $c^{III} C^{III}$	$2 K^{III}$ $d^{III} D^{III}$	$2 K^{III}$ $a^{III} A^{III}$	$2 K^{III}$ $b^{III} B^{III}$

$K^{II}$  Kerne nach dem II. Teilungsschritt,  $K^{III}$  Kerne nach dem III.,

$R$  Kerne in Ruhe,

$P$  „ in Prophase,

$An$  „ in Anaphase,

$T$  „ in Telophase.

#### Vierter Teilungsschritt (8—16-Zellenstadium).

Während die Abkömmlinge der Quadranten *A* und *B* noch in Ruhe sind, beginnen diejenigen von *C* und *D* sich bereits zur nächsten Teilung vorzubereiten. S. Textfig. F und Fig. 31 I—III! Wir finden in  $a^{III}$ ,  $A^{III}$ ,  $b^{III}$ ,  $B^{III}$  Ruhekern.  $d^{III}$  und  $D^{III}$  sind in Prophase, Stadium des segmentierten Knäuels,  $c^{III}$  und  $C^{III}$  in Metaphase. Also auch hier findet sich eine geringe Phasendifferenz

zwischen den Spindeln des Quadranten *D* und denen von *C*. Fig. 31 zeigt uns sagittal gedrehte Querschnitte. Die Spindelstellung ist latitudinal. Innerhalb der äquatorialen Ebene bilden die Spindelrichtungen in *C* und *D*, *c* und *d* rechte Winkel miteinander.

Fig. 32 I—III zeigt uns sagittal geneigte Horizontalschnitte. Die Spindeln von *A* und *B* haben sich ebenfalls latitudinal eingestellt und befinden sich in Prophase, *c*<sup>III</sup>, *C*<sup>III</sup> und *d*<sup>III</sup> in Metaphase, während sich in *D*<sup>III</sup> gerade die Äquatorialplatte ausbildet. Es läßt sich gut erkennen, daß die Spindelrichtungen von *a*<sup>III</sup>—*d*<sup>III</sup> zusammen ein Rechteck bilden, ebenso die von *A*<sup>III</sup>—*D*<sup>III</sup>. Während der eine Richtungskörper noch an der Oberfläche liegt, ist der andere bereits in die Tiefe gesunken, in den Spalt, der sich im Innern zwischen den Blastomeren befindet.

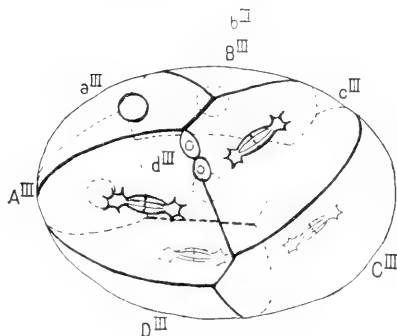


Fig. F.

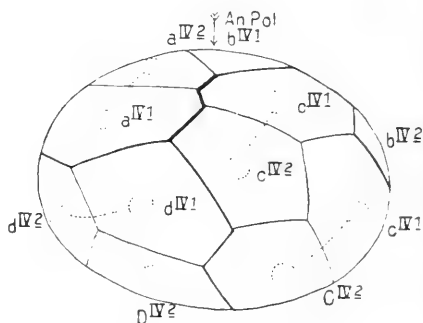


Fig. G.

An dieses Stadium schließt sich das in Fig. 33 I—II abgebildete an. Wir haben hier quer geneigte Horizontalschnitte. In den Quadranten *C* und *D* sind aus *c*<sup>IV</sup>, *C*<sup>IV</sup>, *d*<sup>IV</sup> und *D*<sup>IV</sup> durch meridionale Teilung bereits 8-Zellen hervorgegangen, die ich im Anschluß an KÜHN (1912) als Abkommen einer meridionalen Teilung mit unterstrichenen arabischen Exponenten unterscheide: *c*<sup>IV1</sup>, *c*<sup>IV2</sup>, *C*<sup>IV1</sup>, *C*<sup>IV2</sup>, *d*<sup>IV1</sup>, *d*<sup>IV2</sup>, *D*<sup>IV1</sup>, *D*<sup>IV2</sup>. Die Kerne sind noch durch einen Spindelrest verbunden. Die Spindeln in *A* befinden sich in Anaphase, während die in *B* sich noch im Zustande der Metaphase befinden. Die Zellen in *C* und *D* haben die Begrenzung von unregelmäßigen sphärischen Fünfecken. Die animale und vegetative Brechungs-furche sind in sich gebrochen. Die Richtungskörper sind in dem hier beschriebenen Stadium in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle



bereits in die sich im Innern zwischen den Blastomeren befindende Furchungshöhle eingesogen worden.

Andere Präparate zeigen die Abkömmlinge von *C* und *D* in Telophase, die von *A* und *B* in Anaphase.

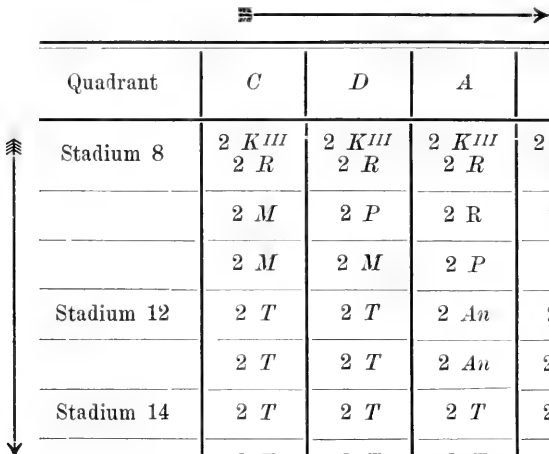
Weiterhin finden wir *C*, *D*, *A* in Telophase, *B* in Anaphase. Im letzten Stadium der Teilung finden wir die Abkömmlinge aller 4-Quadranten in Telophase. Dann haben wir bereits 16 abgegrenzte Zellen vor uns. Also auch hier verschwindet die Phasendifferenz gegen Ende des Teilungsschrittes.

Den Abschluß des IV. Teilungsschrittes bildet das Stadium 16 mit 16 Ruhekernen. Fig. 34 I—III zeigt uns 3 sagittal gedrehte Querschnitte davon (s. auch Textfig. G). Die Spindelstellung im vorausgehenden Teilungsschritt war als annähernd latitudinal zu bezeichnen. Allmählich ist aber eine derartige Verschiebung der Blastomeren eingetreten, daß sich diese Bezeichnung nicht mehr aufrecht halten läßt. Demzufolge ist auch eine einheitliche Bezeichnung für die Richtung der Furche IV nicht mehr möglich. Die animale und vegetative Brechungsfurche, die im Stadium 8 noch deutlich als gerade Linien zu erkennen waren, sind jetzt durch gebrochene Linien ersetzt, da sich die Zellen, in ihrem Bestreben, einen möglichst gleichen Anteil an der Oberfläche zu gewinnen, aneinander vorbeidrängen. Es ist schwer, jetzt noch die 4-Quadranten auseinanderzuhalten, da sie nicht mehr durch eine gerade, sondern durch eine mehrfach gebrochene Begrenzungslinie voneinander geschieden sind. Die Furchungshöhle im Innern ist stark vergrößert. Die Zellen haben die Gestalt von fünfseitigen Pyramiden. Die Spitzen sind abgerundet und treffen im Eizentrum nahe zusammen. Die Grundfläche hat die Gestalt eines unregelmäßigen sphärischen Fünfecks. Die Kerne liegen in diesem Stadium schon dicht an der Oberfläche des Eies. In Fig. 31 war eine Orientierung noch möglich, da ausnahmsweise die Richtungskörper noch an der Eioberfläche lagen. Hier ist der Ort, darauf hinzuweisen, daß wir im Gegensatz zu *Moina* (GROBEN, 1879) und *Polyphemus* (KÜHN, 1911 und 1912) bei *Cypris incongruens* eine gleichmäßige latitudinale Spindelstellung während des IV. Teilungsschrittes haben. Bei den genannten Cladoceren erfolgt hier in der vegetativen Hälfte des einen Quadranten (der 3. Keimbahnzelle) die Scheidung der Urkeimzelle von einer Urentodermzelle, indem die Spindel in dem betreffenden Blastomer sich im Gegensatz zu den anderen Blastomeren meridional einstellt; hier verhalten sich alle Blastomeren gleich.

Ich will wieder die Vorgänge bei der Teilung in einer Tabelle zusammenstellen.

Bemerkung:  $M$  = Kern in Metaphase.

Fortschreiten der Teilung.



Quadrant	$C$	$D$	$A$	$B$
Stadium 8	$2 K^{III}$ $2 R$	$2 K^{III}$ $2 R$	$2 K^{III}$ $2 R$	$2 K^{III}$ $2 R$
	$2 M$	$2 P$	$2 R$	$2 R$
	$2 M$	$2 M$	$2 P$	$2 P$
Stadium 12	$2 T$	$2 T$	$2 An$	$2 M$
	$2 T$	$2 T$	$2 An$	$2 An$
Stadium 14	$2 T$	$2 T$	$2 T$	$2 An$
	$2 T$	$2 T$	$2 T$	$2 T$
	$4 K^{IV}$	$4 K^{IV}$	$4 K^{IV}$	$4 K^{IV}$

$K^{IV}$  = Kerne nach dem IV. Teilungsschritt.

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß die Phasendifferenz während des Teilungsverlaufes allmählich eintritt, aber am Schluß wieder ausgeglichen wird. Man kann eine absteigende Teilungsgeschwindigkeit feststellen von den Abkömmlingen des Quadranten  $C$  an bis zum Quadranten  $B$  herab. Bei Ansicht auf den animalen Pol schreitet also die Teilung in der Richtung des Uhrzeigers fort. Die Teilungswelle hat ihren Ausgangspunkt in  $C$  und verläuft über  $D$ ,  $A$ ,  $B$ . Bemerkenswert ist, daß auch hier alle Kerne das Ruhestadium erreicht haben, bevor die Teilungen des nächsten Teilungsschrittes beginnen.

Zur Bezeichnung der durch eine Meridionalfurche voneinander gesonderten Blastomeren füge ich, wie KÜHN bei der Beschreibung der *Polyphemus*-Furchung, einen unterstrichenen arabischen Index hinter die den Furchungsschritt bezeichnende römische Zahl. Diese Indizes werden bei der Aufsicht auf den animalen Pol in Richtung des Uhrzeigers angeordnet. Dann erhält die rechte Zelle den Index  $1$ , die linke  $2$ . Der  $A$ -Quadrant besteht jetzt aus den 4 Zellen:  $a^{IV}1$ ,

$a^{IV2}$ ;  $A^{IV1}$ ,  $A^{IV2}$ , der *B*-Quadrant aus:  $b^{IV1}$ ,  $b^{IV2}$ ;  $B^{IV1}$ ,  $B^{IV2}$ , der *C*-Quadrant aus:  $c^{IV1}$ ,  $c^{IV2}$ ;  $C^{IV1}$ ,  $C^{IV2}$  und der *D*-Quadrant aus:  $d^{IV1}$ ,  $d^{IV2}$ ;  $D^{IV1}$ ,  $D^{IV2}$  (s. Textfig. G).

### Fünfter Teilungsschritt (16—32-Zellenstadium).

Das 16-Zellenstadium scheint nur kurze Zeit zu dauern. Ich entnehme das daraus, daß sich unter meinen vielen Präparaten nur wenige fanden, die Stadium 16 in Ruhe zeigten. Wiederum beginnen die Zellen des *C*- und *D*-Quadranten früher zur Teilung zu schreiten als die beiden anderen. Um weitschweifige Schilderungen zu sparen, will ich an dieser Stelle eine Tabelle einschalten, die uns das Fortschreiten der Teilungen in den einzelnen Quadranten und die dabei auftretenden Phasendifferenzen vor Augen führt (s. S. 132). Es sind hier die Ergebnisse nach 14 Präparaten zusammengestellt.

Es bedeutet:

- $R$  = Ruhekern
- $P$  = Prophase
- $A$  = Äquatorialplatte
- $M$  = Metaphase
- $An$  = Anaphase
- $T$  = Telophase
- $sT$  = späte Telophase.

Die Anordnung dieser Bezeichnungen ist so, daß sie der am Kopf der folgenden Tabelle gegebenen Anordnung der Blastomeren entspricht.

Zwischen dem *C*- und *D*-Quadranten macht sich bereits zu Anfang eine geringe Phasendifferenz bemerkbar. Die früheste Phase der Teilung zeigte mir ein Präparat, das Folgendes erkennen ließ: Im *C*-Quadranten fanden sich 3 Kerne in Metaphase, 1 in Prophase, im *D*-Quadranten 1 in Metaphase, 3 in Prophase. Die Quadranten *A* und *B* befanden sich noch in Ruhe.

Bemerkenswert ist, daß man beim V. Teilungsschritt außer der Phasendifferenz zwischen den 4 Quadranten eine Phasenverschiebung findet, die vom animalen zum vegetativen Pol ansteigt. Das heißt, diejenigen Kerne, die dem animalen Pol näher liegen, beginnen die Teilung früher aufzunehmen als diejenigen, die mehr gegen den vegetativen Pol zu liegen. Wir finden diese Erscheinung in allen Phasen der Teilung mehr oder weniger ausgeprägt. Diese polare Phasendifferenz hat

## Fortschreiten der Teilung.

Quadrant			Animaler Pol ↑ $\frac{d^{IV1}}{D^{IV1}} \quad \frac{d^{IV2}}{D^{IV2}}$ ↓ Vegetativer Pol					
	$\frac{c^{IV1}}{C^{IV1}}$	$\frac{c^{IV2}}{C^{IV2}}$			$\frac{a^{IV1}}{A^{IV1}}$	$\frac{a^{IV2}}{A^{IV2}}$	$\frac{b^{IV1}}{B^{IV1}}$	$\frac{b^{IV2}}{B^{IV2}}$
No. 1	$\frac{R}{R}$	$\frac{R}{R}$	$\frac{R}{R}$	$\frac{R}{R}$	$\frac{R}{R}$	$\frac{R}{R}$	$\frac{R}{R}$	$\frac{R}{R}$
No. 2	$\frac{M}{M}$	$\frac{M}{P}$	$\frac{M}{P}$	$\frac{P}{P}$	"	"	"	"
No. 3	$\frac{M}{M}$	$\frac{M}{As}$	$\frac{M}{As}$	$\frac{M}{P}$	"	"	"	"
No. 4	$\frac{M}{M}$	$\frac{M}{M}$	$\frac{M}{As}$	$\frac{M}{P}$	"	"	"	"
No. 5	$\frac{An}{M}$	$\frac{An}{M}$	$\frac{M}{P}$	$\frac{M}{P}$	"	"	"	"
No. 6	$\frac{An}{M}$	$\frac{An}{M}$	$\frac{M}{As}$	$\frac{M}{As}$	"	"	"	"
No. 7	$\frac{An}{M}$	$\frac{An}{M}$	$\frac{An}{M}$	$\frac{M}{M}$	"	"	"	"
No. 8	$\frac{T}{An}$	$\frac{T}{An}$	$\frac{T}{M}$	$\frac{An}{M}$	"	"	"	"
No. 9	$\frac{T}{T}$	$\frac{T}{An}$	$\frac{An}{T}$	$\frac{An}{An}$	"	"	"	"
No. 10	$\frac{sT}{sT}$	$\frac{sT}{sT}$	$\frac{sT}{sT}$	$\frac{sT}{sT}$	$\frac{M}{M}$	$\frac{M}{P}$	$\frac{R}{R}$	$\frac{R}{R}$
No. 11	"	"	"	"	$\frac{An}{M}$	$\frac{M}{M}$	$\frac{M}{P}$	$\frac{P}{P}$
No. 12	"	"	"	"	$\frac{sT}{sT}$	$\frac{sT}{sT}$	$\frac{An}{An}$	$\frac{An}{An}$
No. 13	"	"	"	"	"	"	$\frac{sT}{An}$	$\frac{sT}{An}$
No. 14	"	"	"	"	"	"	$\frac{sT}{sT}$	$\frac{sT}{sT}$

auch HAECKER (1897) bei Copepoden beobachtet und KÜHN (1911, 1912) bei *Polyphemus*, wo sie so ausgesprochen das ganze Furchungsbild beherrscht, beschrieben.

Fig. 35 zeigt uns die Teilungsvorgänge in den Quadranten *C* und *D* noch weiter fortgeschritten. Der *C*-Quadrant zeigt uns  $c^{IV}_1$ ,  $c^{IV}_2$  und  $C^{IV}_2$  in Metaphase, während in  $C^{IV}_1$  gerade die Bildung der Äquatorialplatte beginnt. Im *D*-Quadranten sehen wir  $d^{IV}_1$  und  $d^{IV}_2$  in Metaphase. In  $D^{IV}_1$  beginnen die Chromosomen sich zur Äquatorialplatte einzustellen, während  $D^{IV}_2$  sich noch in Prophase befindet. Die Kerne in den Quadranten *A* und *B* verharren noch in Ruhe. Die Spindelstellung in *C* und *D* läßt sich als meridional bezeichnen. Wir sehen bei diesem Präparat die Richtungskörper noch an der Oberfläche. Die animale Furche ist 2fach gebrochen, die vegetative 3fach. Die Zellen haben die Oberflächengestalt von unregelmäßigen Fünfecken. Wir sehen also auch hier, daß die mehr gegen den animalen Pol zu gelegenen Blastomeren sich früher zur Teilung anschicken als die anderen. Aus der Tabelle können wir das weitere Fortschreiten des Teilungsverlaufes über die einzelnen Quadranten entnehmen.

Wir erkennen, daß in den Quadranten *C* und *D* die Teilungen weiter fortschreiten bis zu dem in No. 9 angegebenen Zustande, den ich an der Hand eines Präparates wieder genauer beschreiben will. Wir sehen auch hier wieder, daß dauernd die dem animalen Pol genäherten Zellen in der Teilung weiter fortgeschritten sind als die mehr nach dem vegetativen Pol zu gelegenen. Die Quadranten *A* und *B* verharren während all dieser Vorgänge immer noch in Ruhe.

In Fig. 36 sehen wir im *C*-Quadranten die Spindeln  $c^{IV}_1$ ,  $c^{IV}_2$ ,  $C^{IV}_1$  in Telophase,  $C^{IV}_2$  in Anaphase. Wir haben in  $C^{IV}_2$  eine tripolare Mitose vor uns. Derartige mehrpolige Spindeln sind während der ersten Furchungsschritte nichts Ungewöhnliches. Was aus den anormalen Teilungsprodukten wird, kann ich nicht angeben. Im *D*-Quadranten befindet sich  $D^{IV}_1$  in Telophase, die anderen Spindeln in später Anaphase, Dyasterstadium. Wir sehen ferner, daß immer 2 entsprechende Spindeln parallel und in gleicher Höhenlage liegen, z. B.  $d^{IV}_1$  und  $d^{IV}_2$ ,  $D^{IV}_1$  und  $D^{IV}_2$ . Die Quadranten *A* und *B* zeigen noch immer kein Anzeichen von beginnender Teilung. Die Phasendifferenz zwischen den Quadranten *A* und *B* einerseits und *C*, *D* andererseits ist gegenüber den früheren Teilungsschritten eine sehr beträchtliche geworden. Wir beobachten hier deutlich das Gesetz der „zunehmenden Phasendifferenz“ (HAECKER, 1897). Eine bei der

Mutterzelle auftretende Verzögerung macht sich bei den Nachkommen der aufeinander folgenden Generationen immer mehr geltend. Bemerkenswert ist aber, daß bei allen Teilungsschritten die Phasendifferenz zum Schluß wieder ausgeglichen wird, indem die Spindeln der Quadranten *C* und *D* so lange in Telophase verharren, bis auch die anderen Quadranten soweit gelangt sind. Wir haben also als Ergebnis der Teilungsschritte immer Stadien, deren Zellenzahlen Potenzen von 2 sind.

Nunmehr beginnen auch die Zellen der Quadranten *A* und *B* sich zur Teilung anzuschicken. Hierbei bemerken wir ebenfalls eine vom animalen zum vegetativen Pol fortschreitende Phasenverschiebung und außerdem geringe Phasendifferenzen zwischen dem *A*- und *B*-Quadranten. No. 11 der Tabelle lehrt uns, daß sich die Kerne der

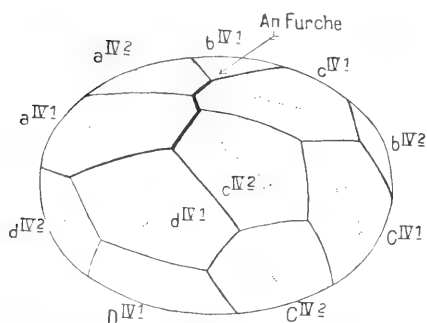


Fig. H.

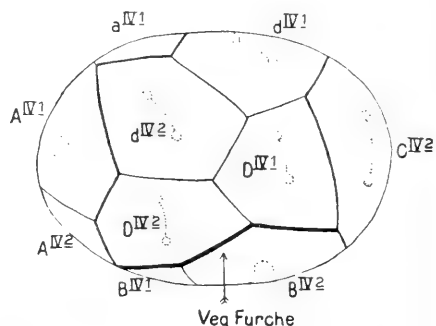


Fig. J.

Quadranten *C* und *D* bereits in später Telophase befinden, während die Teilung in *A* und *B* einsetzt. Diese Teilungen schreiten dann schnell vorwärts, bis wir schließlich in allen Quadranten Spindeln haben, die sich im Stadium der Telophase befinden. Textfig. H und J zeigen uns den Übergang vom 16- zum 32-Zellenstadium bei Ansicht schräg auf den animalen Pol und bei Ansicht auf den *D*-Quadranten. Textfig. J erhält man aus der vorigen Lage, nämlich der von Textfig. H, durch Rotation des Eies um  $45^\circ$  um seine Längsachse.

Fig. 37 zeigt uns einen Querschnitt vom 32-Zellenstadium, kurz nach Abschluß des V. Teilungsschrittes. Wir sehen noch die Spindelreste zum Teil erhalten. Die Chromosomen sind wie immer in diesem Stadium nicht mehr sichtbar. Die beiden Richtungskörper sind im Begriff in die Blastulahöhle im Innern einzusinken. Der eine von

beiden ist in Teilung begriffen und zwar in Anaphase. Fig. 38 gibt uns einen Längsschnitt vom Stadium 32 wieder, wo sich die Kerne bereits in Ruhe befinden. Die beiden Richtungskörper liegen im Innern der Blastulahöhle. Daß sich im Stadium 32 die Richtungskörper noch an der Oberfläche befinden, wie Fig. 37 zeigt, ist äußerst selten. Einen einzigen Fall habe ich beobachtet, wo noch später, nämlich beim Übergang vom 32- zum 64-Zellenstadium, ein Richtungskörper an der Eioberfläche lag. Die Reihenfolge der Teilungen verläuft beim V. Teilungsschritt wie beim IV. bei Aufsicht auf den animalen Pol in Uhrzeigerichtung durch die 4 Quadranten *C, D, A, B* hindurch. Man kann dies gut aus der vorausgeschickten Tabelle ersehen.

Auch beim V. Teilungsschritt gilt die „Perpendikularitätsregel“ wie bei allen vorhergehenden. Dieser Regel folgen die Teilungen der Blastomeren bis zum Stadium 32. Bei den späteren Teilungsschritten ist dies nicht mehr der Fall; denn dann läßt sich weder die Richtung der Furchen noch der Spindeln in gleichmäßiger Weise bezeichnen, da diese in jedem einzelnen Fall sehr verschieden sein kann. Es kommt zu Verschiebungen der Blastomeren und der in ihnen enthaltenen Substanz, die es mit sich bringen, daß die Spindeln weiterhin sich nicht mehr in streng geometrischer Beziehung latitudinal oder meridional einstellen.

Bei den Zellen, die aus dem V. Teilungsschritt hervorgegangen sind, füge ich zu dem 1. arabischen Exponenten noch einen 2. hinzu und zwar so, daß die mehr dem vegetativen Pol zugelegenen Zellen den Exponenten 1, die näher am animalen gelegenen den Index 2 erhalten. Dies gilt für Zellen, die aus einer latitudinalen Durchfurchung hervorgegangen sind; die aus einer

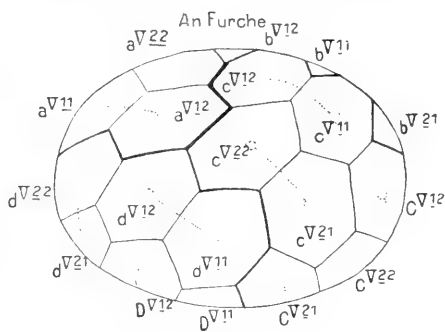
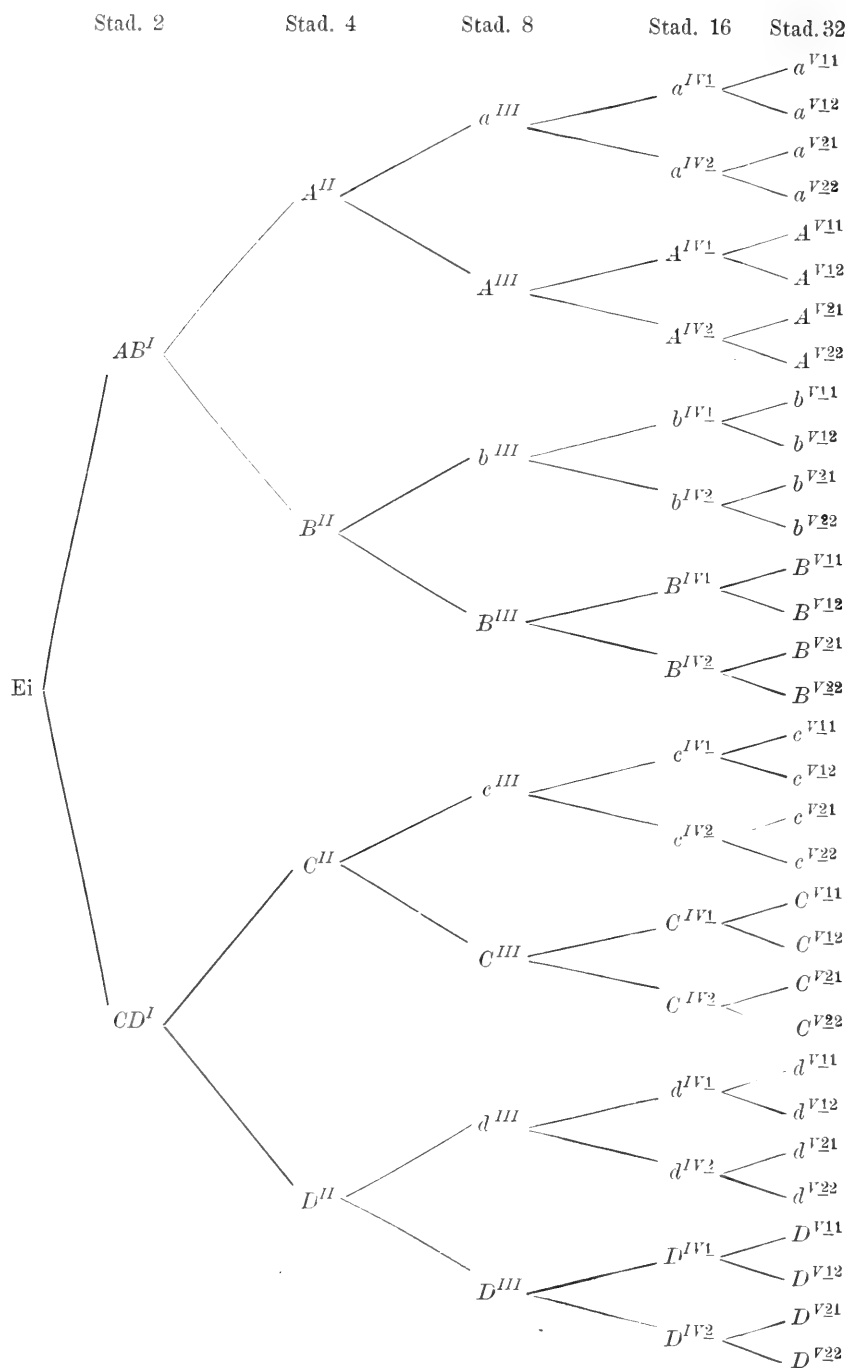


Fig. K.

schiefen Teilung hervorgegangenen Zellen werden ebenfalls so unterschieden, daß die „obere“ den Index 2, die „untere“ den Index 1 erhält. Oben heißt nahe dem animalen Pol, unten näher dem vegetativen Pol.

Textfig. K zeigt das Stadium 32 bei Ansicht schräg auf den





animalen Pol. Ich gebe nunmehr nebenstehend eine genealogische Zusammenstellung der Zellen des Stadiums 32.

Daraus geht hervor, daß die Furchung bis zum Stadium 32 völlig regulär verläuft.

#### Sechster Teilungsschritt (32—64-Zellenstadium).

Für diesen Teilungsschritt standen mir nur verhältnismäßig wenige gute Präparate zur Verfügung, aber sie genügten mir, um erkennen zu lassen, daß der Teilungsverlauf wesentlich derselbe ist wie beim V. Teilungsschritt. Es breitet sich eine Mitosenwelle vom animalen zum vegetativen Pol über die Eioberfläche aus. Sie erscheint einheitlich, ist aber in Wirklichkeit aus der Übereinanderlagerung zweier verschiedener Wellenbewegungen entstanden. Zu der ursprünglichen Phasendifferenz zwischen den Quadranten *A*, *B* einerseits und *C*, *D* andererseits ist eine 2. Phasendifferenz hinzugetreten zwischen den Zellen, die mehr dem animalen Pol zu liegen, und denjenigen, die dem vegetativen Pol angenähert sind. Wir sehen, wie zuerst einige Kerne am animalen Pol sich zur Teilung anschicken. Von ihnen greift die Teilung auf die zunächst benachbarten Zellen über. Diese gehen ebenfalls in Mitose über, und ihnen folgen die angrenzenden Zellen nach. Auf diese Weise verbreitet sich die Teilungsbewegung wie eine Welle vom Ursprungsort allmählich über die ganze Oberfläche des Eies, bis sie auf seiner entgegengesetzten Seite am vegetativen Pol anlangt. Während hier nun gerade die Teilung beginnt, sind die Teilungen in der Nähe der Ursprungsstelle bereits beendet. Wir haben dort die Ruhekerne des Stadiums 64.

Fig. 39 I und II gibt uns eine Anschauung vom Ablauf des VI. Teilungsschrittes. Wir sehen auf den animalen Pol. Der zufällig noch an der Oberfläche liegende Richtungskörper gestattet uns die Orientierung und die Einteilung in die 4 Quadranten. Die vom animalen Pol ausgehende Teilungswelle hat sich schon weit ausgebreitet. Wir sehen, daß sich am animalen Pol bereits die Kerne des 64-Zellenstadiums ausbilden. Man bemerkt, daß die Teilungswelle sich mit verschiedener Geschwindigkeit über die einzelnen Quadranten ausgebreitet hat. Am weitesten vorgerückt in der Teilung ist der Quadrant *C*, dann *D* und *A*, am weitesten zurück ist *B*. Der eine Richtungskörper liegt an der Grenze von *C*, *B* und *D* an der Oberfläche, der andere in der Furchungshöhle. Die

animale Furche ist stark verschoben. Die Spindelstellung ist in *A* und *B* mehr meridional, in *C* und *D* mehr latitudinal.

Fig. 40 zeigt uns einen Querschnitt. Die Teilungswelle ist bereits am vegetativen Pol angelangt. Am animalen Pol und in seiner weiteren Umgebung haben wir überall bereits die Ruhekerne des Stadiums 64. Im Eiinnern sehen wir einen Richtungskörper in Telophase.

Fig. 41 und 42 zeigt uns das 64-Zellenstadium nach Abschluß des VI. Teilungsschrittes. Fig. 42 gibt uns einen Sagittalschnitt wieder. Die Kerne haben hier ein anderes Aussehen als sonst gewöhnlich im Ruhezustand. Scharf färbbare Chromatinbrocken liegen der Kernwand an. Der Nucleolus ist mit Eosin gefärbt. Fig. 41 zeigt uns in einem Oberflächenbild die polygonale Oberflächengestalt der Zellen. Wir finden die Eioberfläche bedeckt von einem gleichmäßigen Mosaik von annähernd gleichgroßen Vielecken. Diese Vielecke bilden die Grundfläche von Zellpyramiden, die mit ihrem abgerundeten Ende nach innen zu konvergieren, nach dem Zentrum des Eies, wo sich die Richtungskörper befinden. Von einer Abgrenzung der Blastodermkerne gegen eine zentrale passive Dottermasse, wie sie WOLTERECK (1898) beschreibt, habe ich nie etwas entdecken können. Die Zellkonturen lassen sich bei entsprechend gefärbten Präparaten gut bis ins Eiinnere hinein verfolgen. Von einer mit Dotter gefüllten Blastodermhöhle kann infolgedessen auch nicht die Rede sein. Die Furchung ist immer noch total.

#### Siebter Teilungsschritt (64-128-Zellenstadium).

Für diesen Teilungsschritt hatte ich Präparate zur Verfügung, die mir alle Übergänge vom Beginn bis zum Abschluß der Teilungsvorgänge vor Augen führten. Wie ein Querschnitt, Fig. 43, zeigt, beginnt die Teilungswelle wieder am animalen Pol. Sie breitet sich von hier allmählich über die Eioberfläche gegen den vegetativen Pol zu aus. Dies geschieht genau wie beim VI. Teilungsschritt mit ungleichmäßiger Geschwindigkeit nach verschiedenen Richtungen hin. Die Kerne, die sich im gleichen Mitosestadium befinden, lassen sich in Ellipsen anordnen. Diese stehen alle in einem gewissen Winkel schief zur primären Eiachse.

Textfig. L zeigt das Stadium 64—128 bei Aufsicht schräg auf den animalen Pol; die Teilungsgeschwindigkeit ist am größten im *C*-Quadranten. Sie ist im Vergleich dazu eine geringere, allmählich abnehmende in den Quadranten *D*, *A*, *B*. In *B* sind die

Mitosen am wenigsten weit gegen den vegetativen Pol zu fortgeschritten.

Fig. 44 I—IV zeigt uns eine Serie von etwas quer gedrehten Sagittalschnitten. Wir haben den Höhepunkt der Teilung vor uns. Am animalen Pol finden wir bereits Ruhekern des Stadiums 128. Die Teilungswelle hat sich vom animalen Pol her mit ungleichmäßiger Geschwindigkeit ausgebreitet, mit der größten Geschwindigkeit innerhalb des Quadranten *C*, mit allmählich abnehmender in *D*, *A*, *B*. Am vegetativen Pol finden wir noch eine Kappe von Ruhezellen des Stadiums 64, deren Zellkörper langgestreckt sind. Der Weg der Teilungswelle ist erkennbar durch Verkürzung und Abkugelung der Zellen, die sich in Mitose befinden. Bei Präparaten des VI. Teilungsschrittes war es noch ab und zu möglich, die

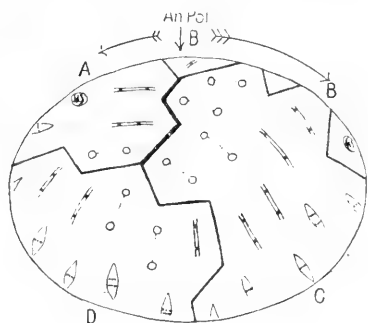


Fig. L.

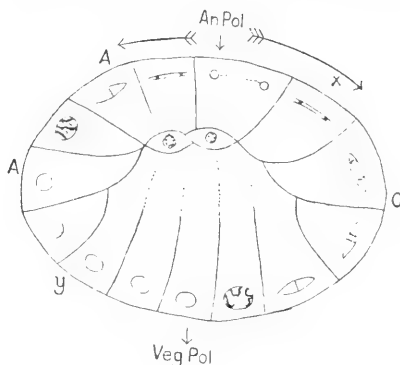


Fig. M.

Quadranten zu unterscheiden und zu erkennen, trotzdem auch hier schon die Abgrenzung der Quadranten gegeneinander eine vielfach gebrochene Linie war. Hier ist eine genaue Abgrenzung schon nicht mehr möglich; denn die Zellen verschieben sich während der Teilung gegeneinander und ändern ihre Gestalt. Wenn die Teilungstätigkeit ihren Höhepunkt erreicht hat, können wir also an dem Rotationsellipsoid des Eies 2 Kalotten unterscheiden. Die eine besteht aus Mitosestadien und bedeckt die animale Eihälfte. Der Mittelpunkt ihrer Wölbung fällt aber nicht mit dem animalen Pol zusammen, sondern liegt an der Grenze von Quadrant *C* und *D*, etwa bei *X* (Textfig. M, die einen schematischen Sagittalschnitt des Stadiums 64—128 darstellt). Am weitesten fortgeschritten ist natürlich die Teilung in den Zellen, die am animalen Pol liegen. Je mehr

wir von dort der Grenzfläche der Mitosenkalotte zustreben, um so mehr nähern sich die Mitosestadien den Vorbereitungs-, den Spiremstadien. Die andere Kalotte nimmt die vegetative Eihälfte ein und besteht aus Ruhekernen des Stadiums 64. Entsprechend der vorigen Kalotte fällt bei ihr der Mittelpunkt ihrer Oberfläche nicht mit dem vegetativen Pol zusammen, sondern liegt an der Grenze vom *A*- und *B*-Quadranten, etwa bei *y* in Textfig. M, diametral gegenüber von *X*.

Indem die Mitosenwelle vom animalen Pol her sich ausbreitet, nehmen die Kerne, die dem Ruhestadium 64 angehören, allmählich ab. Die Zahl der in Mitose befindlichen Kerne erreicht ihren Höhepunkt, um dann allmählich wieder abzunehmen. Am animalen Pol bilden sich die Ruhekerne des Stadiums 128 aus. Wir haben dann Ruhekerne am animalen und vegetativen Pol und zwischen beiden einen Ring von Mitosen. Die Kalotte von Ruhekernen am animalen Pol wird immer größer, während die am vegetativen Pol ständig abnimmt, indem ihre Kerne allmählich in Mitosen übergehen. Schließlich sind sämtliche Kerne am vegetativen Pol in Mitose befindlich.

Fig. 45 I und II zeigt uns 2 Frontalschnitte. Am vegetativen Pol (Fig. 45 I) liegen 2 Telophasen, 3 Metaphasen, 5 Spireme; alle übrigen Kerne sind schon Ruhekerne des Stadiums 128. Wir haben also jetzt wiederum 2 Kalotten vor uns. Die eine mit Ruhekernen, dem Stadium 128 angehörend, umfaßt vom animalen Pol aus den größten Teil der Eioberfläche. Die kleinere am vegetativen Pol enthält nur noch Mitosestadien. Sind auch diese letzten Mitosen abgelaufen, dann haben wir das Stadium erreicht, das aus 128 Ruhekernen besteht. Zur Veranschaulichung des Fortschreitens der Teilungswelle vom animalen zum vegetativen Pol will ich eine Tabelle geben. Diese Tabelle gibt an der Hand einer Reihe ausgewählter Präparate zahlenmäßig die Verhältnisse zwischen Ruhekernen des Stadiums  $64 = K^{VI}$ , Mitosen  $= M^{VI-VII}$  und Ruhekernen des Stadiums  $128 = K^{VII}$ .

Kernzustand $K^{VI}$	$M^{VI-VII}$	$K^{VII}$
No. 1: 64 $K^{VI}$		
No. 2: 60	4 $M^{VI-VII}$	
No. 3: 57	7	
No. 4: 55	9	
No. 5: 48	16	
No. 6: 43	21	
No. 7: 30	<u>29</u>	10 $K^{VII}$

Veg. Pol. ←	No. 8:	21	21	44	→ Anim. Pol.
	No. 9:	19	16	58	
	No. 10:	15	14	70	
	No. 11:	15	12	74	
	No. 12:	13	7	84	
	No. 13:	6	6	104	
	No. 14:	6	5	106	
	No. 15:	3	2	118	
	No. 16:	—	3	122	
	No. 17:	—	—	128	

Aus dieser Tabelle geht hervor, wie allmählich die Mitosen zunehmen auf Kosten der Ruhekerne des Stadiums 64, wie allmählich ein Höhepunkt der Mitosenbildung erreicht wird und wie die Mitosen wieder abnehmen, indem aus ihnen die Ruhekerne des Stadiums 128 entstehen. Der Höhepunkt der Teilungen, die größte gleichzeitig beobachtete Mitosenzahl ist 29.

Fig. 46 gibt uns einen Sagittalschnitt durch das Stadium 128, das nach Abschluß des VII. Teilungsschrittes in allen Zellen erreicht wird. 2 Richtungskörper liegen im Eiinnern. Mit der Erreichung des Stadiums 128 haben wir den Abschluß der Furchung vor uns. WOLTERECK gibt an, daß die Furchung bis zum 32-Zellenstadium total, später mehr und mehr superfiziell verläuft, indem sich zunächst die Blastodermzellen gegen die zentrale passive Dottermasse abgrenzen, sodann ihre Kerne unter Verwischung der Zellkonturen der Oberfläche anlagern. Demgegenüber möchte ich bemerken, daß nach wie vor das Gerüstwerk des Plasmas ganz gleichmäßig das Eiinnere durchzieht und die Dotterschollen umhüllt, es also nicht zu einer Sonderung von Proto- und Deutoplasma kommt. Die Zellanteile verschmelzen im Eiinnern nicht miteinander. Bei gut gefärbten Präparaten habe ich die Zellgrenzen auch in späteren Stadien fast immer deutlich bis ins Eiinnere verfolgen können. Ich bin deshalb der Ansicht, daß man die Furchung als total und adäqual bezeichnen muß. Ein Übergang zur superfiziellen Furchung kann nur in der Lage der Furchungskerne gesehen werden, die der Oberfläche dicht anliegen. Wir haben bis zum Stadium 128 nicht den geringsten Anhaltspunkt, um auf eine etwaige Determinierung irgendwelcher einzelnen Zellen zu schließen. Wir haben eine Blastosphäre, die aus durchaus gleichen Zellen zusammengesetzt ist. Es ist weder ein Unterschied in der Größe der

Zellen vorhanden noch in der chromatischen Beschaffenheit der Kerne. Auch habe ich nie etwas von den Plasmaeinschlüssen gefunden, die die Zellen der Keimbahn bei vielen Organismen charakterisieren. Der einzige Unterschied liegt in den typischen Verschiedenheiten im Teilungstempo der Zellen. Es ist möglich, daß sich in diesen Vorgängen eine gewisse Beziehung zur Sonderung der Keimesbezirke ausdrückt und daß eine feste Folge gewisser Zellgenerationen von der ungefurchten Eizelle bis zu den Urganen führt. Indes wäre dann die Zellfolge so verschleiert, daß es nicht möglich ist, Beziehungen dieser genannten Sonderverhältnisse zu der Keimblätterbildung zu finden.

## 2. Gastrulation (Bildung des primären Entoderms).

### Achter Teilungsschritt.

Mit dem VIII. Teilungsschritt beginnt die Gastrulation. Sie erfolgt in Form einer „wenigzelligen polaren Eiwucherung“. Merkwürdiger Weise beginnt der VIII. Teilungsschritt vom vegetativen Pole her, während die früheren Teilungsschritte vom animalen Pol her ihren Ursprung nahmen. Während alle anderen Zellen in Ruhe bleiben, schicken sich hier einige Kerne zur Teilung an (s. Textfig. N, Fig. 47 u. 48). Hier finden wir Spiremstadien, deren Chromatinstruktur mehr oder minder der parallel-fädigen Struktur des Kernes derjenigen Zelle gleicht, die WOLTERECK mit ZZ bezeichnet. Ob es sich hier um Keimbahnzellen handelt, wie WOLTERECK annehmen zu können glaubt, möchte ich bezweifeln. Allerdings fallen diese Spiremstadien sehr auf; denn während in den Ruhekernen in dem blasigen Zustand, in dem sie meistens sind, Chromatinelemente oft nur schwer zu erkennen sind, treten diese in Spiremstadien oft sehr stark hervor (vgl. z. B. Fig. 28 II). Auch haben hier die Kerne mindestens das doppelte Volumen wie die Ruhekern. Da die Spiremstadien ein rasch vorübergehendes Durchgangsstadium sind, kann man unter Umständen 50 oder mehr Objektträger durchsehen, ohne sie zu finden. Die Spiremstadien kommen im Vergleich zu anderen Kernzuständen, Mitosen oder gar Ruhekernen, außerordentlich selten vor. Indes hat man auf einigen Präparaten alle Übergänge von kleinen Furchungskernen bis zu mehr als doppelt so großen Kernen im Spiremstadium. In allen Zellen, ohne Rücksicht auf ihre Lage im Keim, sehen die Spiremstadien genau gleich aus.

Somit kann also dieser Zustand der Kerne am vegetativen Pol nicht als ein für sie charakteristisches Merkmal angesehen werden. Als bald gehen diese Kerne in Teilung ein, und außer den Spiremstadien finden wir Spindeln. Während in den Furchungsstadien die Spindeln immer tangential zur Oberfläche gerichtet waren, stellen sich diese Spindeln in einer Zellengruppe am vegetativen Pole nun radial nach innen ein. Wenn diese Zellen ihre Teilung vollendet haben, erhalten wir das in Fig. 49 und Textfig. O dargestellte Bild: eine Anzahl von Zellen wurde nach dem Eiinnern zu abgeschnürt; sie stellen die Anlage des „primären Entoderms“ dar.

Die Gastrulation ist also eine wenigzellige polare Einwucherung (polare Delamination).

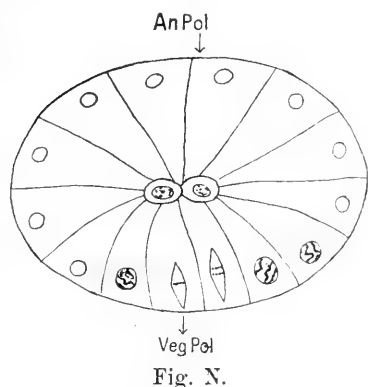


Fig. N.

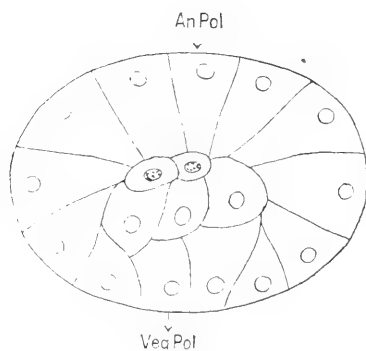


Fig. O.

Aus dem „primären Entoderm“ sondert sich erst später das sekundäre Entoderm des Mitteldarms und das Mesoderm. Bei der im Furchungstempo der Quadranten hervortretenden Asymmetrie des Keimes kann man vermuten, daß das Material für das primäre Entoderm vorzugsweise, wenn nicht ausschließlich, bestimmten Quadranten entstammt. Indes ist es mir nicht möglich, darüber genauere Angaben zu machen. WOLTERECK gibt an, daß vom ventralen Eipol die Einwanderung der Entodermelemente unter fortwährender Mitosenbildung erfolge („Mitosenattacke“). Ich sah stets nur eine einmalige Abschnürung von Elementen des unteren Blattes im Beginn des VIII. Teilungsschrittes.

Auf die Abschnürung der primären Entodermzellen folgt stets ein Stadium, in dem alle Kerne in Ruhe sind. Die Zellgrenzen sind im Ectoderm und primären Entoderm überall deutlich ausgebildet. Auch sah ich nicht, wie WOLTERECK, die Ectoderm- und Entoderm-

kerne sich durch ihre Größe unterscheiden. Die Entodermzellen füllen das Innere des Keimes völlig aus, von einer Furchungshöhle ist nichts mehr zu sehen; auf der Dorsalseite sind die Richtungskörper noch zwischen Entoderm und Ectoderm eingelagert zu sehen (Fig. 49).

In den (Fig. 49) entsprechenden Stadien zählte ich von 133 bis zu 140 Kernen, so daß also der VIII. Teilungsschritt mit der Bildung

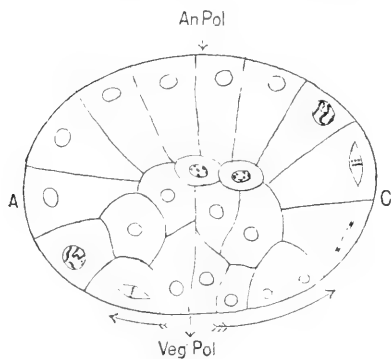


Fig. P.

von 5—8 primären Entoderm-elementen beginnen würde. An das eben beschriebene Stadium, in dem sich alle Kerne in Ruhe befinden, schließt sich das in Textfig. P abgebildete an. Vom vegetativen Pol aus läuft die VIII. Teilungswelle in den Ectodermzellen, gegen den animalen Pol zu. Auch hier ist bemerkenswert, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Welle über die Oberfläche des

Eies nach verschiedenen Seiten hin eine verschiedene ist. Wenn diese Teilung bis zum animalen Pol vorgedrungen und abgelaufen ist, dann ist der VIII. Teilungsschritt vollendet (256-Zellenstadium).

### 3. Periode der Zellvermehrung im primären Entoderm.

Nach Ablauf des VIII. Teilungsschrittes haben wir ein Bild vor uns, wie es Fig. 50 vor Augen führt. Wir sehen im Eiinnern die primären Entoderm-elemente liegen, die mit deutlichen Zellgrenzen gegeneinander und gegen die einschichtige Lage der Ectoderm-elemente abgegliedert sind. Auch diese sind durch deutliche Zellgrenzen voneinander geschieden. Auch ist hier wieder deutlich ersichtlich, daß sich Ectoderm- und Entoderm-elemente weder in der Größe der Kerne noch sonst irgendwie histologisch unterscheiden. Die Richtungskörper gehen in dieser Periode ihrem völligen Zerfall entgegen und werden von den umliegenden Zellen resorbiert.

Die nun folgende Entwicklung ist dadurch charakterisiert, daß lang andauernde Ruhestadien abwechseln mit solchen, in denen eine



weitere Vermehrung der verschiedenen Elemente erfolgt. An der Oberfläche des Eies sowohl wie in seinem Innern treten an den verschiedensten Stellen, also augenscheinlich gänzlich unabhängig voneinander, Mitosen auf. Fig. 50 u. 51 zeigen uns die weitere Vermehrung der primären Entodermelemente.

So wird unter langsamer Vermehrung von Ectoderm und Entoderm allmählich das Stadium erreicht, das in Fig. 53—55 wiedergegeben ist. An dem Aussehen der Zellen hat sich nichts geändert; Fig. 55 zeigt ein Stück der Keimesoberfläche bei stärkerer Vergrößerung. Der Dotter ist nach wie vor gleichmäßig in allen Zellen des Embryos verteilt. Die Dotterschollen liegen im Gerüstwerk des Plasmas eingebettet, das das ganze Eiinnere durchzieht. Die Zellgrenzen sind Plasmawände von etwas dichterem Gefüge. Die Kerne haben ein bläschenförmiges Aussehen. Im Innern liegt ein Nucleolus, über den Kernraum, besonders nahe der Kernwand, sind ziemlich große Chromatinbrocken verteilt.

Vergleicht man die Ruhekerne in Fig. 22, 34, 52 u. 54 miteinander, so zeigt sich proportional zur Vermehrung der Kerne eine absolute Abnahme ihrer Größe. Es ist auffallend, daß diese Abnahme der Kerngröße hauptsächlich durch starke Abnahme der achromatischen Substanz erfolgt, während die Chromatinsubstanz nur wenig abnimmt. Sie nimmt relativ sogar zu (vgl. besonders Fig. 31 u. 54).

Auf dem soeben beschriebenen Stadium bleibt die Entwicklung des *Cypris*-Eies längere Zeit stillstehen; es stellt ein charakteristisches Ruhestadium dar, dessen Vorhandensein auch WOLTERECK anführt.

#### 4. Sonderung der Organanlagen.

Auf das in Fig. 53—55 beschriebene Ruhestadium folgen dann Vorgänge, die zu einer Sonderung der Organanlagen führen. Die bisher scharf ausgeprägten Zellgrenzen im primären Entoderm beginnen sich jetzt mehr und mehr aufzulösen (Fig. 56, 57). Hierbei wandern die Kerne mehr nach der Ventralseite des Embryos zu, so daß seine Dorsalseite immer mehr frei von Kernen wird und fast nur noch aus inaktiver Dottermasse besteht. Das Ectoderm ist nach wie vor einschichtig. Auf der Ventralseite haben sich die Ectodermzellen lebhaft vermehrt, so daß die Kerne dicht nebeneinander lagern (Fig. 56). Die Zellgrenzen sind hier scharf ausgeprägt. Im dorsalen Bereich hat eine weniger lebhaft Teilungstätigkeit stattgefunden. Hier liegen daher die Ectodermkerne mit großen Zwischenräumen. Die nach innen

gewandten Zellwände werden allmählich undeutlich und sind später gar nicht mehr zu erkennen. Auffallend ist, besonders bei schwächerer Vergrößerung, daß die Ectodermzellen bedeutend dunkler erscheinen als der Innenraum des Embryos. Das rührt daher, daß sie dichter mit Protoplasma erfüllt sind, während das Eiinnere nur von vereinzelten schwachen Plasmasträngen durchzogen wird (Fig. 55). Es findet jedoch offenbar keine Verdrängung des Dotters aus den oberflächlichen Partien statt, sondern er wird dort aufgebraucht, wo die meisten Teilungen stattfinden.

Die Kerne, besonders die des Ectoderms, vermehren sich noch weiter. Hierbei verlieren auch die ventralen Ectodermzellen ihre zentrale Begrenzung. Es wird später infolge der immer dichteren Lage der Kerne überhaupt nicht mehr möglich, Zellgrenzen im ventralen Ectoderm zu erkennen. Bei den dorsalen Ectodermzellen ist es jedoch auch in diesen Stadien noch möglich, infolge der weniger dichten Lage der Kerne die radialen Zellgrenzen ein Stück weit zu verfolgen. Im primären Entoderm findet die erste Differenzierung auf der Ventralseite des Embryos, wo sich zahlreiche Kerne gesammelt haben, statt. Einige der Kerne — es sind nie mehr als 20 — treten, von dichterem Plasma umgeben, enger zusammen, und es entsteht in ihrer Mitte ein spaltförmiges Lumen (Fig. 58). Es vergrößert sich später und nimmt dann ellipsoide, häufig auch kuglige Gestalt an. Wir haben die erste Anlage des Darmbläschens, den Mitteldarm vor uns (Fig. 58). Nachdem sich so das sekundäre Ectoderm abgetrennt hat, ist es wahrscheinlich, daß die übrigen Kerne des primären Entoderms Mesodermelemente (*Mes*) darstellen. Gegenüber vom Darmbläschen entsteht eine ectodermale Wucherung (Fig. 58), die erste Anlage des Ösophagus (*O*). Diese tritt später, indem sich ihre Kerne durch radial gestellte Mitosen vermehren, mit dem Mitteldarm in Verbindung (Fig. 59 u. 60). An der Vorderseite des Embryos entsteht eine zweite Wucherung im Ectoderm. Dies ist die erste Anlage der Scheitelplatte (Fig. 58 *Schpl*). Mit Ausnahme der genannten beiden Einwucherungsstellen ist das Ectoderm zunächst noch einschichtig. Dann aber beginnt es auf der Ventralseite des Embryos sich lebhaft zu vermehren, so daß eine mehrschichtige dichte Lage von Ectodermkernen (Fig. 60) entsteht. Auf Frontalschnitten erkennen wir, daß es sich um eine paarige Anlage handelt.

Textfig. Qa und Qb. Die beiden Textfiguren sind halbschematische Rekonstruktionen nach horizontal geschnittenen Präparaten.

In Qa haben wir in ventraler Aufsicht die paarige Anlage der Stränge des Bauchmarks (*Bst*) vor uns, zwischen denen bei *O* der Ösophagus ausmündet. Nach vorn setzen sich die Stränge des Bauchmarks in die Scheitelplatte (*Schpl*) fort (Textfig. Qb). In diesem höher gelegenen Schnitt ist auch die Anlage des Mitteldarmbläschens (*D*) getroffen. Das Innere des Embryos wird zum großen Teil von zerstreut liegenden Mesodermkernen (*Mes*) erfüllt.

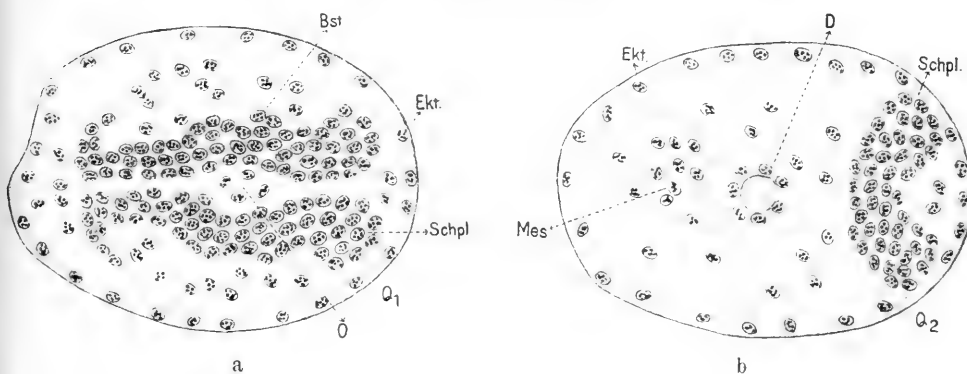


Fig. Q. Frontalschnitte durch einen Embryo von *Cypris*. a Schnitt nahe der ventralen Oberfläche. b Schnitt nahe der Körpermitte.

*Bst* paarige Anlage des Bauchmarkes. *D* Darmbläschen. *Ekt* Ectoderm.  
*Ent* Entoderm. *Mes* Mesoderm. *O* Stelle der Ausmündung des Ösophagus.  
*Schpl* Scheitelplatte

Man ist versucht anzunehmen, daß späterhin die Dotterschollen ausgestoßen werden; denn schon auf Stadien wie in Fig. 57 scheint der Beginn einer Sonderung von Proto- und Deutoplasma vorzuliegen. Die peripher gelegenen Ectodermzellen sind entschieden bedeutend reicher an dotterfreiem Plasma als das Eiinnere, das nur von vereinzelten Plasmasträngen durchzogen wird. Indes geht aus der Untersuchung späterer Entwicklungsstadien mit Sicherheit hervor, daß diese Anschauung unzutreffend ist. Der Vorgang ist vielmehr so, daß an den Stellen, wo infolge erhöhter Teilungstätigkeit die Kerne dicht nebeneinander zu liegen kommen, ein erhöhter Dotterverbrauch stattfindet. Aber man findet auch später noch Dotterschollen in ectodermalen Zellen, so in der Hypodermis, allerdings in sehr verringerter Zahl.

Eine Absonderung von Urkeimzellen konnte bei Keimen dieses Alters noch nicht beobachtet werden. Sie werden erst in viel späteren Stadien herausdifferenziert.

Die Dauer der Entwicklung bis zu dem hier beschriebenen

Stadium beträgt etwa 20—25 Tage. Die Eischale verläßt der Embryo erst kurz vor dem Naupliusstadium.

### III. Schicksal der Richtungskörper.

Das Schicksal der Richtungskörper bietet verschiedene Eigenheiten, die mich veranlaßten, ausführlicher darauf einzugehen. Von den parthenogenetischen Eiern von *Cypris incongruens* wird, wie schon WEISMANN (1887) beobachtet hat, nur ein Richtungskörper abgeschnürt. Es handelt sich bei der Richtungsteilung um eine Äquatorialteilung. Der Richtungskörper enthält also nach vollendeter Teilung ebenso wie der Furchungskern 12 Chromosomen. Diese Zahl findet sich auch durch alle embryonalen Zellfolgen hindurch.

Der Kern der Richtungszelle ist bläschenförmig und besitzt eine deutliche Kernmembran. Das Chromatin liegt in Brocken oder Strängen der Kernwand dicht an; ein Nucleolus ist nicht vorhanden. Auffallend ist, daß die Richtungszelle Dotterschollen einschließt, was bereits von SCHLEIP angegeben wird. Der Richtungskörper ist verhältnismäßig groß. Vielleicht hängt hiermit und mit seinem Dottergehalt seine außerordentliche Lebenskraft zusammen und die Fähigkeit, sich noch mehrmals, wie eine normale Zelle, zu teilen, bevor er der Resorption durch die Entodermzellen anheimfällt.

Nach der Vollendung des I. Teilungsschrittes kommt der Richtungskörper in die Furche I zu liegen. Bis zur Vollendung des II. Teilungsschrittes haben wir regelmäßig schon 2 Richtungskörper gebildet. Nur einmal habe ich beobachtet, daß diese Teilung während des 4-Zellenstadiums noch nicht erfolgt war. WOLTERECK gibt an, daß die Teilung nicht mitotisch verläuft, ich bin aber zu anderer Ansicht gelangt. Auf das Ruhestadium des Kernes folgt ein Stadium, das man als Prophase bezeichnen kann. Der Kern gewinnt ein amöboides Aussehen. Die Chromatinbestandteile erscheinen in Form von kurzen, kugelförmigen Stäbchen, von denen man 24 zählen kann (Fig. 62). Diese Stäbchen erscheinen meist zu zweien angeordnet. Es ist wahrscheinlich, daß sie aus den 12 somatischen Chromosomen hervorgegangen sind, ob aber durch Längs- oder Querteilung, vermag ich nicht festzustellen. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher (vgl. SCHLEIP, 1908, p. 413 u. 414 u. fig. 25). Aus diesem amöboiden Kern geht eine Spindel hervor, indem die Chromosomen sich in die Äquatorialplatte einstellen und das sich an der Spindelbildung beteiligende Plasma in die Länge streckt (Fig. 63). Sphären sind nicht vorhanden, ebensowenig Centriole. Die Spindel

besteht aus einem Streifen dunkleren homogenen Plasmas und setzt sich mit den beiden Enden mit breiter Fläche an die Zellwand an. In der hier abgebildeten Spindel konnte ich nur 12 Chromosomen zählen, während sonst schon vor ihrer Einstellung 24 zu erkennen waren. Entweder war hier also die in der Prophase der Fig. 62 angegebene Längsteilung noch nicht durchgeführt, oder die Teilhälften lagen so dicht nebeneinander, daß sie wie ein einheitliches Chromosom erschienen. Jedenfalls läßt sich aber in Anaphasen feststellen, daß jederseits mehr als 6 Chromosomen in die Bildung der Tochterplatten eingehen (Fig. 64).

Aus dieser Teilung gehen dann 2 Richtungskörper hervor. Man findet sie im 4-Zellenstadium gewöhnlich an der Grenze zwischen C und D. Durch ihre Lage wird die animale Brechungsfurche als solche gekennzeichnet (vgl. Fig. 28 I, 32 I, 35 I). Während des VI. Teilungsschrittes der Blastomeren sinken die Richtungskörper in die Tiefe der als Spaltraum im Innern zwischen den Blastomeren entstehenden Furchungshöhle. Sie werden gewissermaßen eingesogen (Fig. 33 I). Selten findet man die Richtungskörper während des V. Teilungsschrittes noch an der Oberfläche liegen (Fig. 35—39); nur ein einziges Mal habe ich 1 Richtungskörper noch während des VI. Teilungsschrittes dort gesehen, wo er mir die Orientierung ermöglichte (Fig. 39 I). Die beiden Tochterzellen des Richtungskörpers können voneinander getrennt werden, indem die eine an der Oberfläche liegen bleibt, die andere in das Eiinnere gelangt (Fig. 32 u. 39). Sie können sich nun noch weiter mitotisch teilen. Fig. 37 zeigt uns in einem 32-Zellenstadium beide im Begriff in die Blastodermhöhle einzurücken; die eine Richtungszone befindet sich im Zustand der Prophase, die andere bereits in Anaphase; Fig. 65 stellt sie bei stärkerer Vergrößerung dar. Auch hier kann man weder Sphären noch eigentliche Spindelfasern feststellen. Die Teilung spielt sich in einer langgestreckten, dunkel färbbaren Plasmamasse wie in einer normalen Spindel ab. In jeder der beiden Tochterplatten befinden sich mehr als 6 Chromosomen. In der Mitte sehen wir 2 Chromosomen, die bei der Teilung zurückgeblieben sind. Fig. 40 zeigt uns ebenfalls den einen von beiden Richtungskörpern, die hier bereits im Eiinnern liegen, in Anaphase.

Auf diese Weise können aus dem 1 Richtungskörper 4 Tochterzellen entstehen (Fig. 66). Die Richtungszone füllt die anfangs noch sehr kleine Blastodermhöhle im Innern des Eies völlig aus. In seltenen Fällen kommt es noch zu weiteren Teilungen. Fig. 67

zeigt uns die 4 Tochterzellen des Richtungskörpers, die in der Blastodermhöhle eines Eies liegen, das gerade den VII. Teilungsschritt durchmacht. Hier sehen wir einen der 4 Kerne in Metaphase, einen anderen im Begriff 2 Tochterkerne zu rekonstruieren, und 2 Kerne befinden sich noch in Ruhe. Die Teilungen sehen hier ganz ähnlich aus wie in den Furchungszellen. Von einer Degeneration spricht sich in den regelmäßigen mitotischen Teilungsfiguren noch nichts aus. Der eben beschriebene Fall scheint indes recht selten zu sein. In der Mehrzahl der Fälle bildet der Richtungskörper nicht mehr als 2 Tochterzellen.

Während der Entodermeinwanderung erfolgt dann stets der degenerative Zerfall der Richtungskörper. Er kann unter Umständen schon etwas früher eintreten, wie Fig. 45 II anschaulich macht, wo eine der 4 Richtungszellen schon deutliche Zerfallerscheinungen zeigt. Die Richtungskörper können sich auch noch eine kurze Zeitlang erhalten (Fig. 49), aber ihr Zerfall geht nach der Gastrulation rasch und unaufhaltsam vor sich. Der Kern erhält ein amöboides Aussehen. Die Chromatinpartikelchen werden zu nucleolenartigen Bildungen kondensiert (Fig. 68). Die Zellgrenzen verschwinden. Das Kernplasma wird vacuolisiert und zerfließt zwischen den Dotterschollen. Die nucleolenartigen Gebilde bleiben noch eine Zeitlang erhalten (Fig. 50 u. 52). Sie gelangen in das Territorium von einer oder mehreren Entodermzellen. Es gibt keine Anhaltspunkte dafür anzunehmen, daß die Zellen zu Urgeschlechtszellen werden, in die die Trümmer der Richtungskörper gelangen. Sie zerbröckeln in kleinere Schollen oder quellen auf und nehmen eine blasige Beschaffenheit an, wobei ihre Färbbarkeit sich verringert. Jedenfalls unterliegen sie chemischen Veränderungen, werden aufgelöst und schließlich resorbiert. In den in Fig. 53—55 dargestellten Stadien habe ich jedenfalls keine Spur mehr von Bestandteilen der Richtungskörper entdecken können.

#### Anhang. Bemerkungen über Pilzinfektion.

WOLTERECK gibt uns eine Abbildung eines von Coccidien ausgefressenen Eies. Einen solchen Fall habe ich nicht gesehen. Dagegen konnte ich außerordentlich häufig beobachten, daß anscheinend ganz gesunde Eier von Pilzen infiziert wurden. Diese Pilze, wahrscheinlich zu den Phycomycetes gehörig, wiesen ein mannigfach zwischen den Eipaketen verzweigtes Mycel auf. Sie dringen in

einzelne Eier ein, indem sie die Schale an irgend einer Stelle durchbrechen. Im Eiinnern breiten sich die Hyphen nach allen Seiten aus. Ihre Enden schwellen keulenförmig an, oft recht beträchtlich.

Wir finden in ihnen eine große Anzahl sehr kleiner Kerne und einige große Vacuolen. Die Dotterschollen des Eies werden gelöst und dann durch osmotische Vorgänge von den Pilzen resorbiert. Sehr interessant ist es, daß wir häufig im Innern der keulenförmigen angeschwollenen Hyphenenden einige ellipsoide Gebilde finden, die im Aussehen und Färbbarkeit den Dotterschollen des Eies entsprechen. Es scheint danach, daß diese Organismen aus den in ihr Inneres hinüber aufgenommenen Proteinsubstanzen von *Cypris* wieder feste Speicherungsprodukte ähnlicher Art herstellen. Nachdem der gesamte Dottergehalt des Eies verflüssigt und resorbiert worden ist, beginnen die Pilze in Fortpflanzung einzutreten. Es findet eine Sporulation statt in Gestalt einer Vielzellenbildung. In den Endkolben der Hyphen grenzt sich um jeden der Kerne ein kleiner Plasmabezirk ab, so daß das ganze Zellplasma spontan in ebenso viele Teilstücke zerfällt, wie Kerne vorhanden sind. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen wird die dünne Hyphenmembran aufgelöst.

Leer gefressene oder verlassene Eischalen scheinen ein beliebter Aufenthaltsort für manche Protozoen zu sein. Mit besonderer Vorliebe siedeln sich dort Vorticellenkolonien an, die hier eine recht geschützte Zufluchtsstätte haben.

### **Zusammenfassung der Ergebnisse und vergleichende Betrachtungen.**

#### **1. Eireifung und Schicksal der Richtungskörper.**

Die Centrosomen des Ovocytenkerns gehen nicht zugrunde, sie bleiben erhalten, beteiligen sich indes nicht an der Richtungsteilung. Bevor diese stattfindet, lösen sich 2 Strahlungen vom amöboiden Eikern los, in denen sich die Centriolen befinden, die früh aus dem einheitlichen Muttercentriol des Eikerns hervorgegangen sein müssen. Sie bleiben als Plasmainseln im Dotter im Eiinnern, während der Kern an die Oberfläche wandert, um dort die eine Richtungsteilung des parthenogenetischen Eies durchzumachen, die unter Beibehaltung der normalen somatischen Chromosomenzahl verläuft.

Die Centrosomen des Ovocytenkerns treten wieder

in Tätigkeit bei der 1. Furchungsteilung. Nach Ablauf der Richtungsteilung wandeln sich die kleinen Plasmainseln in starke Strahlungen um, und der Eikern wandert zwischen die Attraktionsphären ein, wo er sich zur 1. Furchungsspindel umbildet.

Der Richtungskörper besitzt eine große Lebensenergie und teilt sich mitotisch ein oder mehrere Male. Auf diese Weise entstehen 2, 4, in einigen Fällen sogar noch mehr Richtungszellen. Während des IV. Teilungsschrittes sinken sie gewöhnlich in die zwischen den Furchungszellen entstehende Blastodermhöhle ein. Der degenerative Zerfall der Richtungskörper findet während oder nach der Entodermeinwanderung statt.

## 2. Embryonalentwicklung.

Die Furchung ist trotz des hohen Dottergehalts des Ostracodeneies total; sie geht auch in späteren Stadien nicht in eine superfizielle über. Sie ist adäqual, und im ganzen kann man sie als radiärsymmetrisch bezeichnen.

Sie erfolgt in 7 Teilungsschritten. Nach dem Abschluß des VII. Teilungsschrittes haben wir eine Blastosphära von 128 Zellen vor uns. Die Furchung ist auch insofern eine regelmäßige, als der Abschluß jedes Teilungsschrittes erreicht wird durch ein Stadium, dessen Zellenzahl die dem vorausgehenden Furchungsschritt entsprechende Potenz von 2 ist.

Der Verlauf der I. und II. Furche ist meridional. Dann wechseln nach der Perpendikularitätsregel latitudinale und meridionale Teilungen miteinander ab bis zum Stadium 32. Furche III verläuft latitudinal, IV wieder meridional, V latitudinal. Bei den späteren Teilungsschritten kann man weder die Richtung der Furchen noch der Spindeln in gleichmäßiger Weise bezeichnen, da diese infolge mannigfacher Zellverschiebungen bei der Bildung eines gleichmäßigen Zellmosaiks schief verlaufen. Im Teilungstempo gehen die Blastomeren in charakteristischer Weise auseinander. Zuerst hinkt beim Übergang vom 2- zum 4-Zellenstadium die Zelle  $AB'$  etwas nach. Die Phasendifferenz zwischen den Quadranten  $AB$  einerseits und  $CD$  andererseits wird mit jedem Teilungsschritt größer. In späteren Furchungsstadien, etwa vom IV. Teilungsschritt an, treten auch zwischen  $A$  und  $B$  sowohl wie zwischen  $C$  und  $D$  geringe Phasendifferenzen auf. Wenn man nun die Quadranten so anordnet, daß der am weitesten in der Teilung vorgeschrittene vorangestellt wird, der am weitesten zurückgebliebene an die letzte Stelle kommt,



so erhält man folgende Reihenfolge: *C, D, A, B*. Bemerkenswert ist, daß alle Phasendifferenzen sich jeweils innerhalb eines Teilungsschrittes abspielen. Während seines Beginns treten sie hervor, gegen sein Ende sind sie wieder ausgeglichen. So erhält man in den Ruhestadien wieder die Zellenzahl, die die dem vorausgegangenen Furchungsschritte entsprechende Potenz von 2 darstellt.

Aber auch in einer anderen Beziehung treten regelmäßig in der Blastulawand Verschiedenheiten im Teilungstempo auf: Während die IV. Teilung noch innerhalb jedes Quadranten synchron verläuft, finden wir schon in der V. die Zellen der animalen Hälfte denen der vegetativen vorausziehen. Im weiteren Verlauf der Teilung wird der Unterschied zwischen der Teilungszeit der am animalen und vegetativen Pol gelegenen Zellen noch größer. Die Teilungen beginnen am animalen Pol und breiten sich wellenförmig nach dem vegetativen zu aus. Auf diese Weise wird die erste Wellenbewegung, die Phasendifferenz zwischen den 4 Quadranten *C, D, A, B* von der 2. Wellenbewegung überlagert.

Dadurch erhalten wir das Bild, als ob eine einheitliche Teilungswelle, die vom animalen Pol her ihren Ursprung nimmt, sich nach allen Seiten über die Oberfläche des Eies ausbreitet, bis sie den vegetativen Pol erreicht hat. Ihre Ausbreitungsgeschwindigkeit ist aber nicht allenthalben die gleiche. Mit erheblicher Geschwindigkeit breitet sie sich über den Quadranten *C* aus, mit allmählich abnehmender über *D, A, B*.

Die Einwanderung der Elemente des primären Entoderms erfolgt als wenigzellige polare Einwucherung, lokalisierte „primäre Delamination“ vom vegetativen (ventralen) Eipol aus bei Beginn des VIII. Teilungsschrittes. Es werden dabei durch paratangentialen Teilungsebenen 5–12 Zellen nach dem Eiinnern zu abgeschnitten. Späterhin erfolgt eine ungleichmäßige schrittweise Vermehrung des Ectoderms und des primären Entoderms, die häufig durch lange Ruhestadien unterbrochen ist, in denen die Entwicklung des Embryos stillsteht. In dem einschichtigen Ectoderm und dem soliden Komplex von primären Entodermzellen sind die Zellgrenzen lange Zeit deutlich zu erkennen; dann erfolgt ihre Auflösung im primären Entoderm. Seine Kerne wandern gegen die Ventralseite des Embryos und lassen einen dorsalen Raum, der fast nur vom Dotter erfüllt ist, frei. Bei den Ectodermzellen, die sich lebhaft vermehren, wird eine Unterscheidung von Zellgrenzen zunehmend schwieriger, besonders gegen den inneren

Dotterraum zu verschwinden sie. Nun erfolgt eine Sonderung der Organanlagen im unteren Blatt. Zuerst wird der Mitteldarm angelegt als kleines Bläschen, das aus einem sich allmählich vergrößernden Lumen zwischen primären Entodermkernen entsteht.

Die nach der Bildung des Mitteldarms nicht aufgebrauchten Kerne des primären Entoderms sind jetzt als Mesodermkerne aufzufassen. Sie liegen zerstreut und in der Mehrzahl ventral.

Eine Herausdifferenzierung der Keimzellen hat auf diesem Stadium noch nicht stattgefunden.

Gleichzeitig mit der Bildung des Mitteldarmbläschens erfolgt am vorderen Körperende des Embryos etwas ventralwärts die Anlage der Scheitelplatte als Ectodermverdickung.

Der Ösophagus entsteht als ventrale Einwucherung, die sich tief ins Innere hineinsenkt und durch radial gestellte Mitosen mit dem Darmbläschen in Verbindung tritt.

An der Ventralseite differenzieren sich die paarigen Anlagen des Bauchmarks als Wucherung des Ectoderms in 2 Längsstreifen. Das dorsale Ectoderm bleibt dauernd einschichtig.

Die Entwicklung bis zu dem beschriebenen Zeitpunkt dauert etwa 20—25 Tage.

Die Entwicklung von *Cypris incongruens* muß man dem nicht determinativen Typus zurechnen.

Während der ganzen Furchung weisen die Kerne und Zellen niemals in ihrer Größe oder in ihrem sonstigen Verhalten dauernde Unterschiede auf. Die Unterschiede, die auftreten, sind stets nur physiologischer Natur, d. h. durch Vorbereitung und Ausführung der Teilungen bedingte. Die Furchung schließt ab mit einer Blastosphäre, die aus 128 durchaus gleichartigen Zellen besteht. Es kann also von einer sichtbaren frühzeitigen Determinierung der Keimbezirke keine Rede sein. Erst bei Beginn des VIII. Teilungsschrittes erfolgt eine Sonderung in die Elemente des Ectoderms und des primären Entoderms. Auch die Kerne dieser beiden Zellarten sind in durchaus keiner Weise unterscheidbar.

Eine Keimbahn nachzuweisen, dürfte bei dem vorliegenden Objekt auch nicht möglich sein. Niemals heben sich Zellen durch ihre Größe oder durch das Aussehen ihrer Zellkerne oder färbbare Einschlüsse des Zelleibes aus der Zahl der anderen heraus. Auch die Phasendifferenzen können keine Handhabe zur Sonderung der Keimbahnbezirke bieten, wie dies z. B. bei *Polyphemus* in ausge-

prägender Weise der Fall ist. Dort wird die Keimbahnzelle außer durch besondere von Nährzellen stammende Einschlüsse dadurch gekennzeichnet, daß ihr Kern noch in Ruhe bleibt, während alle anderen Kerne in die Mitose des IV. Teilungsschrittes eintreten. Die ausgebildete Spindel, die zur endgültigen Sonderung des Keimzellenmaterials vom Soma führt, steht meridional, während sämtliche anderen Spindeln dieses Teilungsschrittes sich latitudinal eingestellt hatten. Auch in allen folgenden Teilungsschritten sind die Urkeimzellen infolge der auffallenden Plasmaeinschlüsse und ihres stark verlangsamten Teilungstempos leicht zu unterscheiden. Bei *Cypris* dagegen erfolgt die Herausdifferenzierung der Urkeimzellen erst in sehr späten Stadien des Embryos.

So zeigt also *Cypris* eine gewisse Ähnlichkeit mit Phyllopodenformen von nicht determinativem Typus. In manchen Punkten bestehen aber auch wieder beachtenswerte Unterschiede.

Die Keimblätterbildung und Sonderung der Organanlagen von *Cypris incongruens* nimmt eine eigene Stellung unter den Entomostraken ein. Sie unterscheidet sich nicht nur von der der Formen mit dotterarmen Eiern und determinativem Furchungstypus, sondern auch von der bei anderen dotterreichen Eiern. Die Beziehung zwischen dem bei *Cypris* und den bei anderen Entomostraken vorliegenden Entwicklungstypen zeigt am besten ein Vergleich der verschiedenen Entwicklungsweisen. Mit KÜHN (1912, p. 312 ff.) darf man wohl annehmen, daß die Modifikationen der Furchung- und Keimblätterbildung bei den Entomostraken in enger Beziehung zu der Zunahme der Eier an Dotter und der Art seiner Verteilung stehen. Bei seiner Bewältigung konnten verschiedene Wege eingeschlagen werden. Der Dotter „wird entweder bei zunächst totaler Furchung allen Zellen gleichmäßig zugeteilt, oder die Blastomeren werden in verschiedenem Masse damit ausgestattet“, l. c., p. 312. Letzteres ist z. B. nach BIGELOW (1902) bei *Lepas* der Fall. Bei den übrigen Entomostraken finden wir das erstere Verhalten. Entsprechend dem verschiedenen Dotterreichtum und der verschiedenen Art und Weise, das mitgegebene Dottermaterial zu verwerten, können wir jetzt 5 verschiedene Typen unterscheiden.

Der 1. Typus wird durch *Polyphemus* KÜHN (1912) (Textfig. R) und *Moina* (GROBBEN 1879) (Textfig. S) dargestellt. Beide Cladoceren haben dotterarme Eier von determinativem Furchungstypus. Am einfachsten stellt sich *Polyphemus* dar. Bei ihm spielt der Dotter überhaupt keine selbständige Rolle; die Furchung ist total, es ent-

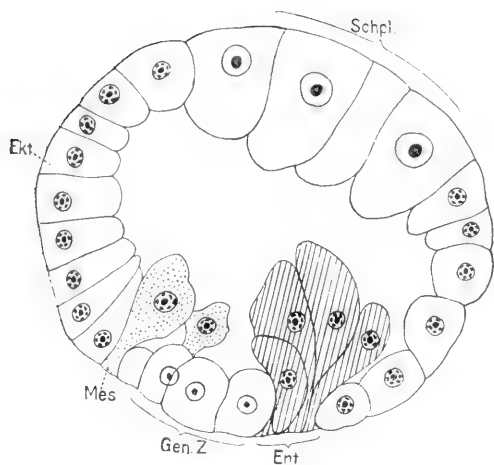


Fig. R.

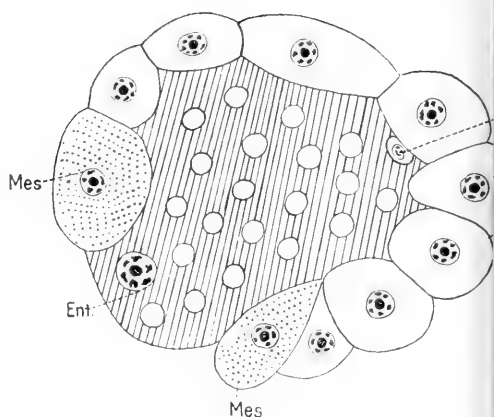


Fig. T.

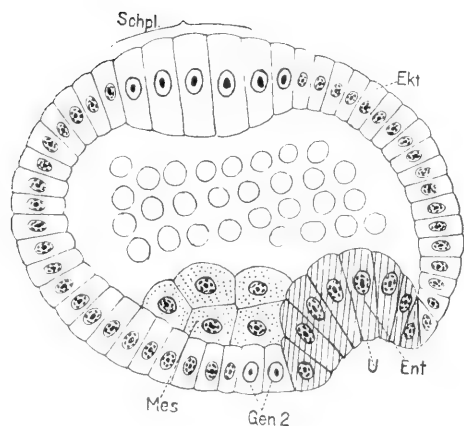


Fig. S.

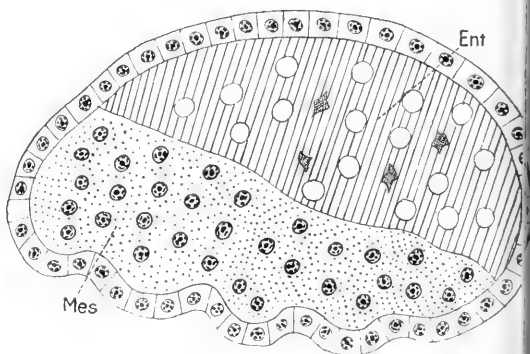


Fig. U.

Fig. R. Gastrulation von *Polyphemus* nach KÜHN (1912). Sagittalschnitt, etwas schematisiert. *Ekt* Ectoderm. *Ent* Entoderm. *Gen. Z* Genitalzellen. *Mes* Mesoderm. *Schpl* Scheitelplatte. *U* Urmund.

Fig. S. Gastrulation von *Moina* nach GROBEN (1879). Sagittalschnitt, etwas schematisiert. Bezeichnungen wie in Fig. R.

Fig. T. Embryonalstadium von *Lepas* nach BIGELOW (1902) Sagittalschnitt, schematisch. Versenkung der Entodermzelle ins Innere durch Epibolie. *Ekt* Ectoblast. *Ent* Entoblast (Entodermzelle). *RK* Richtungskörper.

Fig. U. Späteres Embryonalstadium von *Lepas* nach BIGELOW (1902), schematisch. Bezeichnungen wie in Fig. T.

steht ein weites Blastocoel, alle Zellen enthalten gleichartiges Plasma. Bei *Moina*, die sich superficiell furcht, gelangt der Dotter ins

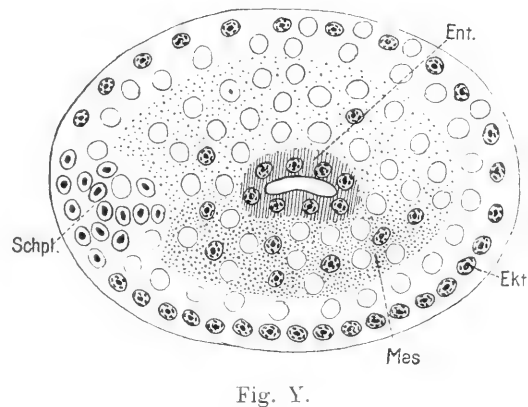
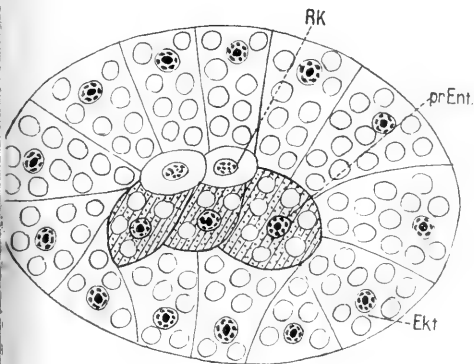
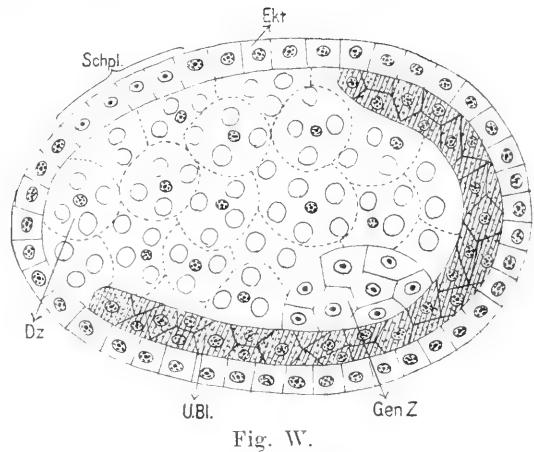
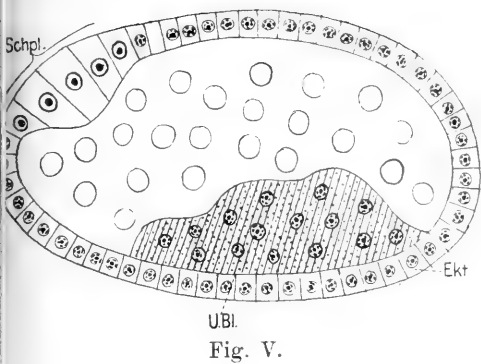


Fig. V. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Daphnella*-Sommerei nach der Gastrulation. Schematisch nach SAMASSA (1894). *Ekt* Ectoderm. *Schpl* Scheitelplatte. *UBL* Unteres Blatt.

Fig. W. Schema eines Embryos von *Daphnia*-Winterei nach VOLLMER (1912). *Dz* Dotterzellen. *Ekt* Ectoderm. *Gen Z* Genitalzellen. *UBL* Unteres Blatt.

Fig. X. Schematischer Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Cypris* nach der Bildung des primären Entoderms. *Ekt* Ectoderm. *Ent* Entoderm. *Mes* Mesoderm. *prEnt* primäres Entoderm. *RK* Richtungskörper.

Fig. Y. Schematischer Sagittalschnitt durch ein späteres Embryonalstadium von *Cypris*. *Ekt* Ectoderm. *Ent* Entoderm (Mitteldarmbläschen). *Mes* Mesoderm. *Schpl* Scheitelplatte.

Blastocöl und wird hier im Laufe der weiteren Entwicklung verbraucht, während die Blastodermzellen dotterfrei sind. Bei *Polypheumus* früher, bei *Moina* später erfolgt die Verlagerung der Entoderm-, Mesoderm- und Urkeimzellen aus der Blastulawand in die Furchungshöhle.

Dem 2. Typus folgt *Lepas* (BIGELOW 1902) (Textfig. T u. U). Die Furchung ist total, inäqual und ebenfalls ausgesprochen determinativ. Die Gastrulation vollzieht sich durch Epibolie, indem eine große dotterreiche Entodermzelle („Yolk-Entoblast“) von den übrigen dotterarmen Blastodermzellen, der Micromerenkappe, die sich in schneller Folge teilen, während sie selbst lange Zeit in Ruhe bleibt, vom animalen Pol her allmählich überwachsen wird. Nachdem dies geschehen, erfolgt am ventralen Pol die Einwanderung der Mesodermelemente. Diese vermehren sich an der ventralen Seite des Keimes, während das dotterreiche Entoderm den dorsalen Raum einnimmt (Textfig. U).

Der 3. Typus scheint bei Entomostraken der am meisten vertretene zu sein. Hier wird der Dotter aus den einzelnen Furchungszellen ausgestoßen und in einer zentralen Masse vereinigt, die vom Blastoderm umhüllt wird. Die Zellbezirke entstehen durch superficielle Furchung. Dieses Verhalten finden wir nach SAMASSA (1893) u. a. ganz allgemein bei den Sommereiern der Daphniden. Hierauf bildet sich ausgehend von einem sehr vielzelligen Blastoderm das untere Blatt (Textfig. V) in Gestalt einer vielzelligen Einwucherung vom ventralen Eipol aus. Die eingewanderte Zellenmasse breitet sich unter dem Ectoderm nur an der ventralen Seite des Keimes aus. Die einheitliche ungefurchte Dottermasse nimmt den Hauptraum im Innern dorsal ein. Aus dem unteren Blatt differenzieren sich dann Entoderm, Mesoderm und Urkeimzellen. Nach Fertigstellung des unteren Blattes entstehen aus seinen seitlichen Flügeln Dotterzellen, die in das Eiinnere einwandern, um das Deutoplasma zu verarbeiten.

Als 4. Typus möchte ich das von VOLLMER (1912) für die Wintereier der Daphniden beschriebene Verhalten aufstellen. Hier haben wir im Gegensatz zu den Sommereiern eine totale Furchung (Textfig. W). Es erfolgt die Bildung von zentralen Dotterzellen durch multipolare Delamination der Furchungszellen. Das zunächst noch stark dotterhaltige Blastoderm nimmt mehr und mehr Epithelcharakter an. Vor Erreichung des Dauerstadiums erfolgt an der Ventralseite die Einwanderung der Urkeimzellen. Nach der Ruhezeit bildet sich durch polare Immigration an der Ventralseite das untere Blatt, aus dem später Entoderm und Mesoderm hervorgehen, während der dorsal liegenden Masse der Dotterzellen die Bearbeitung des Dottermaterials zufällt. Sie gehen später mit im mesodermalen Gewebe auf.

Der 5. Typus findet sich bei *Cypris incongruens* (Textfig. X u. Y). Eine totale adäquale Furchung verteilt das reichliche Dottermaterial gleichmäßig auf die einzelnen Blastomeren. Das Ectoderm enthält ebensoviel Dotter wie die am negativen Pole ins Blastocoel abgegebenen Entodermzellen. Nach der Gastrulation findet eine weitgehende Vermehrung des Ectoderms und des primären Entoderms statt, wobei die Zellgrenzen lange Zeit erhalten bleiben und das Deutoplasma immer weiter aufgeteilt wird. Schließlich kommt es hier aber doch noch sekundär zur Bildung eines „ventralen Keimstreifs“ wie bei den dotterreichen Cladocereneiern: die Zellgrenzen im primären Entoderm verschwinden, die Kerne häufen sich an der Ventralseite an. Von diesem in erster Linie organbildenden Abschnitt des Embryos können wir einen mehr inaktiven dotterreichen dorsalen Anteil unterscheiden, der von einer einschichtigen Blastodermhülle umgeben ist, ähnlich wie dies bei den dotterreichen Cladoceren der Fall ist (vgl. Textfig. Y mit V). Eine eigentliche Sonderung von Proto- und Deutoplasma wird indes nicht erreicht. Nur wird in dem organbildenden ventralen Bezirk infolge erhöhter Teilungstätigkeit der Dotter früher aufgelöst und verbraucht. Die schließliche Verarbeitung des Dottermaterials geschieht von allen Zellelementen, sowohl vom Ectoderm wie vom Entoderm.

Gibt es nun eine Möglichkeit, diese 5 verschiedenen Typen in Beziehung zueinander zu setzen? Wenn wir den Typus *Polyphemus* für den ursprünglichsten halten und als Ausgangspunkt nehmen, so ist Typus 2 (*Lepas*) derjenige, der sich in einer Richtung am weitesten davon entfernt. Aus der adäqualen Furchung ist eine sehr inäquale Furchung geworden, wobei das gesamte Deutoplasma nur einer einzigen Zelle, die aber der Urentodermzelle von *Polyphemus* durchaus homolog ist, zugeteilt wird. Mit ihr gelangt die ganze Dottermasse ins Innere des Keimes und wird hier schließlich im Innern der Entodermzellen verarbeitet. In einer anderen Richtung führt von *Polyphemus* aus schon die Entwicklung von *Moina*. Hier scheidet sich früh nach anfänglich superfizieller Furchung das Protoplasma, das in die Furchungszellen eingeht, völlig von dem Dottermaterial, das ins Blastocöl gelangt, wo es dann verflüssigt und resorbiert wird. *Moina* leitet leicht zum Typus 3 hinüber: bei den meisten Daphniden sind die Sommereier so dotterreich, daß eine Furchungshöhle überhaupt nicht mehr entsteht. Der Dotter wird in einer mächtigen zentralen Masse vereinigt, die von einem im Gegensatz zu *Polyphemus*

und *Moina* vielzelligen Blastoderm umhüllt wird. Mit der Zunahme des Dotters haben die Eier dieses Typus die determinative Entwicklung verloren, sei es daß die Zellen zu ihrem späteren Schicksal erst später bestimmt werden oder daß in der großen Zahl von gleichartig oder sehr ähnlich sich verhaltenden Blastodermzellen die festen Zellfolgen, die von der 1. Furchungsteilung bis zu den Urorganen führen, sich für unser Auge verlieren. Jedenfalls ist die Entodermbildung in viel spätere Stadien verschoben worden, als sie bei *Moina* noch stattfindet, und hat den Charakter einer Einsenkung von wenigen Zellen von bestimmtem Teilungsschritt verloren. Die Aufschließung des Dotters durch ihn durchsetzende Zellen (Dotterzellen) erfolgt erst spät von den Rändern des unteren Blattes (primären Entoderms) aus.

Die Dauereier (Typus 4) haben sich im Gegensatz zu den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern in manchen Beziehungen ursprünglichere Verhältnisse bewahrt. Trotz ihres hohen Dotterreichums ist ihre Furchung total geblieben. Zur Bildung von Dotterzellen wurde aber ein ganz neuer Weg eingeschlagen: in den pyramidenförmigen Furchungszellen treten radiale Spindeln auf; durch multipolare Delamination werden Zellen nach dem Innern zu abgeschnürt, so daß eine zentrale Masse von Dotterzellen entsteht. Die oberflächliche Zellschicht, in der mit der rascheren Zellvermehrung der Dotterverbrauch schnell fortschreitet, verhält sich ganz ähnlich wie das Blastoderm der Sommereier. Nur die frühzeitige selbständige Einsenkung der Urkeimzellen stellt einen wesentlichen Unterschied dar. Dieser Umstand sowie die totale Furchungsweise lassen es VOLLMER als möglich erscheinen, daß sich einst Beziehungen zwischen Dauereiern und den determiniert sich entwickelnden Subitan-eiern des Typus 1 ergeben werden.

In der totalen Furchung und der gleichmäßigen Ausrüstung aller Zellen mit Protoplasma und Deutoplasma schließt sich auch *Cypris* wiederum an *Polyphemus* an. Nachträglich biegt jedoch *Cypris* im Verhalten seines Entoderms noch in den Entwicklungstypus von *Daphnia* ein, indem ein dorsaler kernarmer Dotterbezirk geschaffen wird, dessen wenige Kerne und Plasmainseln eine ähnliche Bedeutung wie die Dotterzellen von *Daphnia* (Wintereier und Sommereier) haben dürften. Hier wie dort entfalten sich dann sekundäres Entoderm und Mesodermflügel an der Ventralseite des Keimes. Zu einer völligen Zentralisierung des Dottermaterials außerhalb der Keimblätterzellen wie bei den Sommereiern von *Daphnia* kommt es aber nicht, da alle



Zellen schließlich doch Dottermaterial verarbeiten, wie dies auch bei den Wintereiern von *Daphnia* der Fall ist.

Von besonderem Interesse ist es, daß die Zellen, denen ausschließlich (Typus 2, 3) oder vorwiegend (Typus 4, 5) die Verarbeitung der Reservesubstanz zugewiesen wird, nicht homolog sind. Bei *Lepas* ist es das Entoderm; bei den übrigen sind es „Dotterzellen“, die sich auf verschiedene Weise vom primären Entoderm oder sehr früh vom ganzen Blastoderm trennen. Wir können nur mit VOLLMER annehmen, daß ebenso wie der Dotterreichtum „die beiden Arten von Dotterzellen Bildungen ‚sui generis‘ sind, die unabhängig voneinander erworben wurden“ (1912, p. 684).

Viele grundsätzliche Abweichungen der verschiedenen Formen von dem *Polyphemus*-Typus finden also übereinstimmend darin ihre Erklärung, daß es sich in allen anderen Fällen um Eier handelt, die einen mehr oder minder großen Reichtum an Reservesubstanzen besitzen und in verschiedener Weise mit diesem Material fertig zu werden suchen, während das Ei von *Polyphemus* relativ dotterarm ist. Hier ist der Furchungsprozeß bei seinem Fortschreiten naturgemäß am wenigsten gehemmt. Auch bei *Lepas* wird die Determination der Keimesbezirke nicht verhüllt oder unterdrückt, da die Dotterlast früh einer einzelnen Zelle überliefert wird, während bei den *Daphnia*- und *Cypris*-Typen alle Furchungsbezirke daran gleichen Anteil erhalten.

Freiburg i. Br., Dezember 1912.

### Literaturverzeichnis.

---

1. AMMA, K., 1911, Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei Copepoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 6.
2. BIGELOW, M. A., 1902, The early development of Lepas. A study of cell-lineage and germ-layers, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 40.
3. BRAUER, AUG., 1892, Über das Ei von Branchipus grubei von der Bildung bis zur Ablage, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin.
4. BUCHNER, P., 1910, Das Schicksal des Keimplasmas der Sagittin in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1.
5. FRIES, W., 1909, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei vom Branchipus grubei und der parthenogenetischen Generation von Artemia, in: Arch. Zellforsch., Vol. 4.
6. GROBBEN, C., 1872, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 2.
7. HAECKER, V., 1894, Die Entwicklung der Wintereier, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, Vol. 8.
8. —, 1897, Die Keimbahn von Cyclops, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 49.
9. KÜHN, A., 1908, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren, Daphnia pulex DE GEER, in: Arch. Zellforsch., Vol. 1.
10. —, 1911, Über determinierte Entwicklung der Cladoceren, in: Zool. Anz., Vol. 38.
11. —, 1912, Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommereier von Polyphemus DE GEER, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat.

12. KORSCHULT, E. u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklung der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil, Heft 3, Jena 1909.
  13. MAC FARLAND, M., 1897, Celluläre Studien an Molluskeneiern, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Anat.
  14. PETRUNKEWITSCH, A., 1902, Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina*, in: Anat. Anz., Vol. 21.
  15. SAMASSA, P., 1893, Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. I. *Moina rectirostris*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41.
  16. —, 1897, Die Furchung der Wintereier der Cladoceren, in: Zool. Anz., Vol. 20.
  17. SAMTER, M., 1900, Studien zur Entwicklungsgeschichte der *Leptodora hyalina*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 68.
  18. SCHLEIP, W., 1908, Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetischen und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 2.
  19. VOLLMER, C., 1912, Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren, in: Biol. Ctrbl., Vol. 32.
  20. —, 1912, Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei, in: Z. wiss. Zool., Vol. 102.
  21. WOLTERECK, R., 1898, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies, *ibid.*, Vol. 64.
-

## Erklärung der Abbildungen.

**Bemerkung:** Alle Zeichnungen sind mit dem kleinen ZEISS'schen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe gezeichnet mit homog. Im.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 0, Tubuslänge 170 mm, Fig. 58—60 mit Apochr. 1,5, Komp.-Ok. 4, Tubuslänge 150 mm, Fig. 17, 18 und 57 wurden gezeichnet mit Apochr. 1,5, Komp.-Ok. 6, Tubuslänge 160 mm, Fig. 3—7 und Fig. 19, Fig. 55 und Fig. 61—68 wurden mit Apochr. 1,5, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 160 mm gezeichnet.

Die animale Brechungsfurche wurde schematisch durch — · · — · · —, die vegetative durch — · — · — bezeichnet.

In Fig. 28—36 und 39 wurden die 4 Quadranten durch verschiedene Färbung der Kerne unterschieden:

Quadrant A = weiß,  
 „ B = hellbraun,  
 „ C = karmin,  
 „ D = hellblau.

Der animale Pol liegt stets dem oberen Tafelrand zugekehrt.

*Bst* paarige Stränge des Bauchmarks

*D* Mitteldarmbläschen

*Ekt* Ectoderm

*pr. Ent* primäres Entoderm

*Mes* Mesoderm (Mesenchym)

*O* Ösophagus

*Schpl* Scheitelplatte

## I. Eireifung.

### Tafel 7.

Fig. 1, sagittal. Frisch abgelegtes Ei. Kernmembran noch vorhanden. Kern im Zentrum des Eies.

Fig. 2, sagittal. Kernmembran im Verschwinden. Zerfall des Nucleolus. Umgestaltung der Chromosomen. Viele kleine Plasmainseln im Eiraum.

Fig. 3. Eikern mit Nucleolus und 12 Chromosomen.

Fig. 4. Amöboide Gestalt des Eikernes. Auflockerung der randständigen Chromosomen und des Nucleolus, der bereits in 2 Nucleolen zerfallen ist.

Fig. 5. Weiterer Zerfall des vacuolisierten Nucleolus. Die Chromosomen werden zu dünnen fadenähnlichen Schleifen, die nur schwach gefärbt sind.

Fig. 6. Kondensation des Chromatins zu stark färbbaren Strängen mit rauher zackiger Oberfläche. Neben dem Hauptnucleolus viele Nebennucleolen als schwach färbbare vacuolisierte Tröpfchen.

Fig. 7. Nucleolus völlig aufgelöst. Durch Spaltung 24 kugelförmige Chromosomen gebildet.

Fig. 8, frontal. Abschnürung von 2 Plasmainseln. Der amöboide Eikern hat sich bereits von einer Plasmainsel losgetrennt und ist im Begriff sich von einer zweiten loszuschnüren. Chromosomen wieder scharf sichtbar, stäbchen- oder kugelförmig. Untere Plasmainsel aus einem anderen Schnitt projiziert.

Fig. 9, quer. Der Eikern wandert an die Oberfläche. Kuglige Chromosomen. Die beiden Plasmainseln stammen aus einem oberen Schnitt.

Fig. 10, Querschnitt, sagittal gedreht. Radiärstellung der Richtungsspindel. Die obere Plasmainsel aus einem oberen Schnitt projiziert.

Fig. 11, frontal. Polplattenformation. Untere Plasmainsel aus einem oberen Schnitt projiziert.

Fig. 12, sagittal. Bildung der Richtungszelle.

Fig. 13, quer. Auseinanderrücken der Tochterkerne. Chromatin noch sichtbar.

Fig. 14, sagittal. Eikern wandert ins Innere. Eikern und Richtungskern blasig, keine Chromosomen sichtbar. Aus den Plasmainseln haben sich Sphären entwickelt. Astrosphären aus oberem und unterem Schnitt projiziert.

Fig. 15, sagittal. Eikern zwischen den Sphären, sein Weg ist noch durch den Spindelrest erkenntlich.

#### Tafel 8.

Fig. 16, Sagittalschnitt, quer gedreht. 1. Furchungsspindel. Der blasige Furchungskern ist in die Länge gestreckt.

Fig. 17. Eikern amöboid. Er besteht aus dichtem Körnchenplasma. Chromosomen nur undeutlich sichtbar. Das ursprünglich wabige Gerüstwerk des Plasmas, das das Eiinnere durchzieht, ist an einigen Stellen zu dichteren Plasmainseln zusammengefloßen.

Fig. 18. Richtungsspindel in Metaphase. Die Eioberfläche ist von einem dünnen Keimhautblastem überzogen. Das Eiinnere ist von einem dichten wabigen Gerüstwerk von Hyaloplasma durchsetzt, in das viele stark färbbare Granula (Plasmamicrosomen) eingelagert sind. In die Zwischenräume des Maschenwerkes sind die ellipsoiden Dotterschollen eingebettet. Die beiden Plasmainseln und die Richtungsspindel sind in dem Gerüstwerk aufgehängt. Die Spindel selbst besteht aus hyalinem Plasma und ist an der Oberfläche von Körnchenplasma überzogen.

Fig. 19. Äquatorialplatte mit 12 Chromosomen, entnommen einer Spindel aus dem Übergang vom 4- zum 8-Zellenstadium.

## II. Embryonalentwicklung.

## 1. Furchung.

## Erster Teilungsschritt (1—2-Zellenstadium).

Fig. 20, Querschnitt, sagittal gedreht. 1. Furchungsspindel in Prophase, aus 3 Schnitten kombiniert.

Fig. 21, sagittal. 1. Furchungsspindel in Anaphase. Ein Centriol, von Vacuolen umgeben, in der oberen Sphäre sichtbar. Richtungskörper aus höherem Schnitt projiziert.

Fig. 22, sagittal. 1. Furchungsspindel in Telophase. Rekonstruktion der noch durch Spindelrest verbundenen Tochterkerne. 2 adäquale Blastomeren. Richtungskörper aus höherem Schnitt projiziert.

Fig. 23, sagittal. 2-Zellenstadium. Ruhekerne noch durch Spindelreste verbunden. Kerne blasig. Chromosomen im Verschwinden. Das Plasma hat sich in 2 Sphären an den Polen der Kerne auseinandergezogen.

## Zweiter Teilungsschritt (2—4-Zellenstadium).

Fig. 24, sagittal. 2—4-Zellenstadium. In beiden Blastomeren 2 gegeneinander geneigte Spindeln in parallelen Ebenen. Läotrope Spindelstellung. Geringe Phasendifferenz. Spindel *AB* in Prophase, *CD* in Metaphase. Kombiniert aus 2 Schnitten.

Fig. 25, Frontalschnitt, etwas sagittal geneigt, Aufsicht vom animalen Pol, 2—4-Zellenstadium. Läotrope Spindelstellung. *AB* in Prophase, *CD* im Stadium der Äquatorialplatte. Bei der *CD*-Spindel ist die untere Sphäre fortgelassen.

Fig. 26 I, II, Sagittalschnitt, quer geneigt. 2—4-Zellenstadium. *AB* in Anaphase, *CD* in Telophase. In den Sphären hellere Vacuolen mit centriolenartigen Körperchen (Zerfall des Centriols)? 3 Blastomeren.

## Tafel 9.

Fig. 27 I, II, längs. 4-Zellenstadium. Schnitt II spiegelbildlich zu I. Es sind bereits 4 Blastomeren entstanden. Die Kerne sind noch durch Spindelreste verbunden. Die Spindeln haben sich gegenüber dem vorigen Stadium in der Pfeilrichtung gedreht, sodaß Spindeln und Furche I gegen früher um mehr als 45° in der Richtung des Uhrzeigers, vom animalen Pol gesehen, gedreht erscheinen. Am animalen Pol (durch 2 Richtungskörper gekennzeichnet) und am vegetativen Pol bilden sich Brechungsfurchen aus.

## Dritter Teilungsschritt (4—8-Zellenstadium).

Fig. 28 I, II, frontal geneigte Querschnitte. 4—8-Zellenstadium. *A* und *B* in Prophase, *CD* in Metaphase. Animale und vegetative Brechungs-

furche senkrecht zueinander. Mittlerer Schnitt, der die obere Sphäre von *A* enthält, fortgelassen.

Fig. 29 I, II, sagittal. 4—8-Zellenstadium. 4 Spindeln in meridionaler Stellung. *A* und *B* in Metaphase, *C* und *D* in Anaphase. *A* und *C* konvergieren, *B* und *D* divergieren gegen den animalen Pol.

Fig. 30 I, II, III, sagittal gedrehte Querschnitte. 8-Zellenstadium. Auftreten von seitlichen Brechungsfurchen. Vom animalen Pol gesehen liegt die Zellgrenze in *C* höher als in *B*, in *A* höher als in *D*.

#### Vierter Teilungsschritt (8—16-Zellenstadium).

Fig. 31 I, II, III, sagittal gedrehte Querschnitte. Ansicht von *CD* aus. 8—16-Zellenstadium. 4 Kerne in Ruhe in den Quadranten *A* und *B*. In *D* Prophase, in *C* Metaphase. Spindelstellung latitudinal. Richtungskörper an der Oberfläche.

Fig. 32 I, II, III, sagittal gedrehte Horizontalschnitte. 8—16-Zellenstadium. *A* und *B* in Prophase. *C* und *D* in Metaphase.

#### Tafel 10.

Fig. 33 I, II, quer geneigte Horizontalschnitte. 8—16-Zellenstadium. Im Quadranten *C* und *D* bereits je 4 Zellen. In den beiden anderen Quadranten *b<sup>III</sup>* und *B<sup>III</sup>* in Metaphase. *c<sup>III</sup>* und *C<sup>III</sup>* in Telophase. Spindelstellung latitudinal. Vegetative und animale Furche durch Verschiebung der Blastomeren gebrochen. Die Richtungskörper im Innern der Furchungshöhle.

Fig. 34 I, II, III, sagittal gedrehte Querschnitte. 16-Zellenstadium. 16 Ruhekerne mit Nucleolen. Richtungskörper noch an der Oberfläche zwischen *C* und *D*. Große Furchungshöhle.

#### Fünfter Teilungsschritt (16—32-Zellenstadium).

Fig. 35 I, II, horizontal. Ansicht auf den animalen Pol. 16—32-Zellenstadium. Die Quadranten *A* und *B* haben 4 Kerne in Ruhe. Im Quadranten *C* finden wir 3 Spindeln in Metaphase, eine *C<sup>IV1</sup>* in später Prophase. Im *D*-Quadranten sind die beiden dem animalen Pol zunächst gelegenen Spindeln in Metaphase, die beiden anderen in früher (*D<sup>IV2</sup>*) und später (*D<sup>IV1</sup>*) Prophase. Die animale und vegetative Furche sind mehrfach gebrochen. Die Richtungskörper liegen noch an der Oberfläche. Die Blastomeren haben die Gestalt von unregelmäßigen Fünfecken.

Fig. 36 I, II, III, quer. Ansicht vom *C*-Quadranten aus. 16- bis 32-Zellenstadium. Im *C*-Quadranten finden wir 3 Spindeln in Telophase, 1 in Anaphase. Es ist dies eine tripolare Spindel (*C<sup>V2</sup>*). Im *D*-Quadranten finden wir 1 Telophase *D<sup>V1</sup>*, 3 späte Anaphasen (Dyasterstadium). Die Kerne im *A*- und *B*-Quadranten sind noch in Ruhe. Die Richtungskörper liegen an der Oberfläche, an der Grenze von *C* und *A*, oberhalb *B*.

Fig. 37, quer. 32-Zellenstadium, kurz nach Beendigung des vorangegangenen Teilungsschrittes. Die Kerne sind noch nicht in den Ruhe-

zustand übergegangen. Einzelne Plasmastränge noch sichtbar. Die beiden Richtungskörper im Begriff in die Blastulahöhle einzuwandern. Der eine von ihnen in mitotischer Teilung.

Fig. 38, sagittal. 32-Zellenstadium. Kerne in Ruhe. Im Innern der Blastulahöhle die beiden Richtungskörper.

#### Sechster Teilungsschritt (32—64-Zellenstadium).

Fig. 39 I, II, frontal. 32—64-Zellenstadium. Die vom animalen Pol ausgehende Teilungswelle hat sich schon weit ausgebreitet. Am animalen Pol sind die Spindeln in Telophase. Die Teilung hat sich mit verschiedener Geschwindigkeit über die einzelnen Quadranten ausgebreitet. Am wenigsten vorgerückt in der Teilung ist der Quadrant *C*, dann *D*, *A*, *B*. Ein Richtungskörper zwischen *C*, *B* und *D* an der Oberfläche, der andere in der Furchungshöhle. Die animale Furche ist stark verschoben. Spindelstellung in *A* und *B* mehr meridional, in *C* und *D* mehr latitudinal.

Fig. 40, quer. 32—64-Zellenstadium. Die Teilungswelle ist bereits am vegetativen Pol angelangt. Am animalen Pol haben wir schon überall die Kerne des 64-Zellenstadiums. Ein Richtungskörper in Telophase, der andere auf einem anderen Schnitt.

Fig. 41, Oberflächenansicht. 64-Zellenstadium. Kerne in Ruhe. Die Blastomeren haben die Gestalt von unregelmäßigen Sechsecken.

#### Tafel 11.

Fig. 42, sagittal. 64-Zellenstadium. Scharf färbbare Chromatinbrocken liegen der Kernwand an. Der Nucleolus mit Eosin gefärbt. Einer der beiden Richtungskörper in der Blastulahöhle sichtbar.

#### Siebenter Teilungsschritt (64—128-Zellenstadium).

Fig. 43, quer. 64—128-Zellenstadium. Beginn der Teilungswelle am animalen Pol. Die anderen Kerne noch in Ruhe. Die in Mitose befindlichen Zellen verkürzen sich und kugeln sich ab. 2 Richtungskörper in der Blastulahöhle.

Fig. 44 I, II, III, IV, etwas quer gedrehte Sagittalschnitte. 64-bis 128-Zellenstadium. Höhepunkt der Teilung. Am animalen Pol bereits Kerne des 128-Zellenstadiums. Die Teilungswelle hat sich vom animalen Pol aus mit ungleicher Geschwindigkeit ausgebreitet, mit der größten über den Quadranten *C* hin, mit allmählich abnehmender über *D*, *A*, *B*. Am vegetativen Pol finden wir noch eine Kappe von Ruhekernen des Stadiums 64. Die Zellkörper sind in die Länge gestreckt. Die Zellgrenzen verlieren sich nach dem Innern zu. Der Weg der Teilungswelle ist erkennbar durch Verkürzung der Zellen, die sich in Mitose befinden. 2 Richtungskörper in der Blastulahöhle. Nicht alle Kerne eingezeichnet der Deutlichkeit wegen.

Fig. 45 I, II, frontal. 64—128-Zellenstadium. Blick auf den vegetativen Pol. Die Teilungswelle hat auch die Zellen am vegetativen Pol ergriffen.



Wir finden dort 2 Telophasen, 3 Metaphasen, 5 Spiremstadien. Weiter nach dem animalen Pol zu finden wir bereits Ruhekerne des 128-Zellenstadiums. Die Zellgrenzen verlieren sich nach dem Innern zu. Wir haben 4 Richtungskörper, die im Zerfall begriffen sind.

Fig. 46, sagittal. 128-Zellenstadium. Zellgrenzen werden nach innen zu undeutlich. 128 Ruhekerne. 2 Richtungskörper im Zentrum.

## 2. Gastrulation (Bildung des primären Entoderms).

Fig. 47, sagittal. Einwanderung des primären Entoderms. Zellgrenzen gehen bis zum Zentrum, wo ein Richtungskörper liegt. 1 Spindel radial nach innen gestellt, 2 Spiremstadien.

Fig. 48, quer. Einwanderung des primären Entoderms. 2 Spindeln radial nach innen gestellt. Ein Richtungskörper im Zentrum des Eies.

Fig. 49, sagittal aus einem Stadium von 134 Kernen. Alle Kerne in Ruhe. 2 Richtungskörper. 4 primäre Entodermzellen im Innern zu sehen.

## 3. Periode der Vermehrung des primären Entoderms.

Fig. 50, quer. Einschichtiges Ectoderm. Im Innern das primäre Entoderm und die Reste der zerfallenen Richtungskörper. Alle Kerne in Ruhe.

Fig. 51, quer. Vermehrung des primären Entoderms durch Mitosen. 1 Richtungskörper. Das Ectoderm in Ruhe.

Fig. 52, sagittal. Abschluß der Teilungen des primären Entoderms. Reste der zerfallenen Richtungskörper.

Fig. 53, quer. Einschichtiges Ectoderm. Bildung von primärem Entoderm und Ectoderm schon weit vorgeschritten.

## Tafel 12.

Fig. 54, sagittal. Wie vor. Der Richtungskörper bereits resorbiert.

Fig. 55, sagittal. 3 Ectoderm- und 2 Entodermzellen, Kerne in Ruhe. Nucleolus der Kernwand anliegend, Chromatinbrocken.

## 4. Sonderung der Organanlagen.

Fig. 56, sagittal. Im primären Entoderm werden die Zellgrenzen aufgelöst. Die Kerne sammeln sich mehr an der Ventralseite des Embryos an. Im ventralen Ectoderm haben sich die Kerne stärker vermehrt und lagern infolgedessen dichter nebeneinander. Die Zellgrenzen sind scharf ausgeprägt. Im dorsalen Bereich dagegen liegen die Ectodermkerne mit großen Zwischenräumen und beginnen ihre zentralen Zellgrenzen aufzulösen.

Fig. 57, sagittal. Ventraler Ausschnitt. Die Ectodermzellen erscheinen dunkler als der Innenraum des Eies, weil sie dicht mit Protoplasma gefüllt sind, während das Eiinnere nur von vereinzelt schwachen

Plasmasträngen durchzogen wird. Das ursprünglich dünne Keimhautblastem ist zu einer dicken Protoplasmaschicht geworden.

Fig. 58, sagittal. Anlage des Darmbläschens durch Kerne des primären Entoderms. Das Ectoderm ist noch einschichtig mit Ausnahme von 2 Stellen. Ventral gegenüber vom Darmbläschen bezeichnet eine Wucherung von Ectodermzellen die Stelle, wo der Ösophagus entstehen wird. Vorn sehen wir eine ectodermale Wucherung, die erste Anlage der Scheitelplatte. Reste von Zellgrenzen finden sich noch im dorsalen Ectoderm.

Fig. 59, sagittal. Die Ösophaguseinwucherung ist in Verbindung mit dem Mitteldarmbläschen getreten.

Fig. 60, sagittal. Ectoderm dorsal einschichtig, ventral mehrschichtig infolge starker Wucherungen. Wir unterscheiden Scheitelplatte, Bauchmark, Ösophaguseinstülpung. Von Entodermkernen ist das Mitteldarmbläschen gebildet. Im Eiinnern vereinzelte Mesenchymzellen. Zellgrenzen des dorsalen Ectoderms fast im Verschwinden.

### III. Richtungskörper.

Fig. 61. 1—2-Zellenstadium. 1 Richtungskörper in Ruhe.

Fig. 62. 2—4-Zellenstadium. 1 amöboider Richtungskörper in Prophase. 24 kugelförmige Chromosomen, meist zu Doppelchromosomen vereinigt.

Fig. 63. 1—2-Zellenstadium. Vorbereitung zur Äquatorialplatte. 12 Chromosomen.

Fig. 64. 2—4-Zellenstadium. Anaphase. Jederseits mehr als 6 Chromosomen.

Fig. 65. 16—32-Zellenstadium. 1 Richtungskörper in Anaphase, jederseits mehr als 6 Chromosomen, der andere in Prophase (amöboid).

Fig. 66. 32-Zellenstadium. 4 Richtungskörper in Ruhe.

Fig. 67. 64—128-Zellenstadium. 4 Richtungskörper, 1 in Telophase, 1 in Metaphase, 2 in Ruhe.

Fig. 68. Während der Bildung des primären Entoderms. Zerfall des Richtungskörpers.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Zur Kenntnis der Chordascheiden insbesondere der sogenannten *Elastica interna* bei Cyclostomen und Fischen.

Von

**Otto Schneider.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel 13—19.

## Einleitung.

Ob in den Chordascheiden eine sogenannte *Elastica interna*, d. h. eine innerhalb der sekundären Chordascheide (= Faserscheide) liegende elastische Membran, vorkommt oder nicht, ist trotz mehrfacher Untersuchungen noch keineswegs mit genügender Sicherheit festgestellt. Dies zeigt am besten die Zusammenstellung von SCHAUINSLAND in: HERTWIG's Handbuch der Entwicklungslehre (1906), auf welche ich später noch zu sprechen komme.

Auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN stellte ich mir die Aufgabe, diese Frage einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. Zu diesem Zwecke stand mir ein umfangreiches Material zur Verfügung. Sowohl für die Überlassung desselben als auch für das große Interesse an meinen Untersuchungen bin ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN zu außerordentlichem

Dank verpflichtet. Ebenso bin ich Herrn Privatdozenten Dr. MARTINI für sein freundliches Entgegenkommen und für die mancherlei guten Ratschläge großen Dank schuldig.

### Material und Technik.

Das Material war zum größten Teil ganz frisch konserviert; der kleinere Teil war schon älteres, aber sehr gut erhaltenes Institutsmaterial. Meist war es in Alkohol oder in Formol konserviert. Diese verschiedene Konservierung erwies sich dadurch als günstig, daß das Alkoholmaterial sich zu Färbe- und Macerationszwecken besonders geeignet zeigte, während sich das Formolmaterial zum allgemein histologischen Studium ausgezeichnet bewährte. Die beiden Fixierungen ergänzten sich also gegenseitig.

Zur Differenzierung der elastischen Fasern wurde sowohl mit Resorcinfuchsin nach WEIGERT (1899) als auch mit 1%iger UNNA'scher Orceinlösung gefärbt. Es ergab sich, daß eine bestimmte Färbezeit<sup>1)</sup> nicht angegeben werden kann. Wenn daher in der Encyclopädie der mikroskopischen Technik für Orcein 30—60 Minuten und für Resorcinfuchsin 30 Minuten Färbezeit angegeben sind, so mag in einzelnen Fällen diese Zeit gut ausreichen, um eine schöne Färbung zu geben. Für mein Material aber erwies sie sich meist als zu kurz, so daß manches mit Orcein bis zu 24 Stunden und mit Resorcinfuchsin bis zu 2 und 3 Stunden behandelt werden mußte, um eine scharfe Elastinfärbung zu zeigen.

Während die meisten Forscher, so namentlich FISCHER (1902) und ZIMMERMANN (1909), das Resorcinfuchsin als das bessere Färbemittel bezeichnen, habe ich in Übereinstimmung mit den Erfahrungen von EMIL SAVINI und TH. SAVINI CASTANO (1909) gefunden, daß die Orceinmethode noch schönere Präparate liefert, weil dort eine Nachfärbung mit anderen Farbstoffen, namentlich mit Hämatoxylin-Eosin, möglich ist. Außerdem war Orcein für meine Untersuchungen namentlich noch aus folgenden Gründen von Vorteil. Wie schon angedeutet, ist die Färbbarkeit alten und frischen Materials verschieden, und hauptsächlich ist es altes Formolmaterial, bei dem die Färbbarkeit stark herabgesetzt<sup>2)</sup> ist. Während nun bei Orcein eine

---

1) Es färbt sich im allgemeinen altes Material schlechter als frisches, Formolmaterial schwerer als Alkoholmaterial und Celloidinmaterial schwerer als Paraffinmaterial (s. weiter unten).

2) Mit dieser Behauptung unterstütze ich FISCHER (1902), der wie

Überfärbung eintreten darf, da mit salzsäurem Alkohol leicht differenziert werden kann, ist nach einer Überfärbung mit Resorcin-fuchsin der Farbstoff aus dem mitgefärbten Gewebe kaum mehr herauszubringen, so daß also hier immer genau der Moment abgepaßt werden muß, in dem die richtige Tinktion eingetreten ist. Dadurch wird das Arbeiten mit Resorcin-fuchsin in solchen Fällen nicht nur unbequem, sondern erfordert auch unnötig viel Zeit. Diese Schwierigkeiten fallen bei Orcein weg, und die Färbung ist ebensogut, wenn nicht besser.

Beide Methoden haben den großen Nachteil, daß sie außer Elastin auch Knorpel und mucinhaltige Substanzen stark mitfärben. War nun Knorpel meist schon durch seine Lage bzw. an seinem Aussehen leicht zu erkennen, so mußten zur Identifizierung von Mucin-vorkommnissen, die oft gerade an der zu untersuchenden kritischen Stelle lagen, andere Methoden zu Hilfe genommen werden. Bekanntlich wird elastisches Gewebe durch Kalilauge nicht angegriffen. Und gerade diese Eigenschaft des Elastins kam mir sehr zustatten, da Mucin bei Anwendung dieser Flüssigkeit sofort zerstört wird. Eine weitere Eigentümlichkeit des Elastins ist die, daß es sich mit den verschiedenen Farbstoffen<sup>1)</sup> an der Oberfläche viel intensiver färbt als im Innern. Erst bei starker Überfärbung konnte ich deshalb einen gleichmäßigen Farbton erzielen.

Mit diesen Methoden war es möglich, Elastin in seiner ganzen Verbreitung mit vollkommener Sicherheit nachzuweisen.

Eingebettet wurde sowohl in Paraffin als auch in Celloidin. Bei dem ersten Verfahren ist unangenehm, daß die Faserscheide namentlich bei Alkoholmaterial bei der zum Aufkleben der Schnitte auf den Objektträger nötig werdenden Erwärmung sehr stark aufquoll, was manchmal das Stadium des Baues und der Lagerung der elastischen Fasernetze erschwerte. Dieser Nachteil gegenüber der Celloidineinbettung, wo eine solche Quellung nicht auftrat, wird aber sehr überwogen von den Vorteilen, die die Paraffineinbettung bietet. Es lassen sich mit ihr erstens einmal dünnere Schnitte herstellen als mit Celloidin, was oft sehr von Nutzen ist. Dann aber

---

folgt schreibt: „Am schärfsten vielleicht differenzieren sich die elastischen Fasern bei reiner Alkoholhärtung. Für feinere Arbeiten ist vor der Formolfixierung zu warnen.“

1) Außer mit Orcein und Resorcin-Fuchsin färbt sich Elastin auch mit Eosin und zwar leuchtend rot und mit Bleu de Lyon und zwar tiefblau.

kann nach Paraffineinbettung eine bedeutend bessere Elastinfärbung erzielt werden. Nicht nur, daß das Studium der Celloidinschnitte dadurch erschwert wird, daß das Celloidin sich etwas mitfärbt, sondern es wird durch die Celloidinbehandlung die Tinktionsfähigkeit des elastischen Gewebes vermindert. Dies kann dazu führen, daß dünne Fasern überhaupt nicht mehr sichtbar werden oder jedenfalls nur noch durch sehr lange Einwirkung des Farbstoffes zu differenzieren sind. Ich habe daher die Paraffinmethode meist der Celloidineinbettung vorgezogen. Erst wenn dann bei der Paraffineinbettung absolut keine guten Präparate zu erhalten waren, verwandte ich Celloidin.

Entkalkt wurde durch 1%ige Salzsäurelösung. Ich habe dabei die Erfahrung gemacht, daß namentlich bei Teleostern ein häufiger Wechsel der Salzsäure notwendig ist.

### Historisches über die *Elastica interna*.

Ursprünglich war es meine Absicht, ausschließlich über das Vorkommen und den eventuellen Bau der *Elastica interna* Untersuchungen anzustellen. Für einzelne Punkte aber mußten auch die anderen Chordascheiden Berücksichtigung finden.

Im folgenden gebe ich einen kurzen Überblick über das, was bisher über die *Elastica interna* mitgeteilt wurde.

Die *Elastica interna* wurde zuerst von Kölliker (1860) gesehen und benannt. Er beschreibt sie bei Selachiern und Ganoiden<sup>1)</sup> als eine Membran, die bis zu 0,002<sup>mm</sup> dick ist und die immer besteht „aus einem dichten Netzwerk von Fasern, die chemisch und z. Th. auch mikroskopisch mit elastischen Fasern übereinstimmen. Diese Membran ist in ihren ausgeprägtesten Formen von den schönsten elastischen Netzhäuten des Menschen in nichts verschieden. Sie entspricht der strukturlosen Chordascheide der Embryonen höherer Wirbelthiere und darf vielleicht als ein Ausscheidungsprodukt der Chordazellen angesehen werden.“ In einer späteren Arbeit (1872) bezeichnet er dieselbe Schicht als eigentliche oder innere Chordascheide und stellt sie gleich den zellenlosen Chordascheiden der Ganoiden, Cyclostomen, Teleosteer, Amphibien und aller höheren Wirbeltiere. „Dünn und einschichtig ist dieselbe bei den Säugern,

1) Er untersucht folgende Arten: *Acipenser*, *Scaphirhynchus*, *Chimaera*, *Lepidosiren*, *Hexanchus*, *Heptanchus*, *Centrophorus*, *Acanthias*, *Squatina*, *Sphyrna*, *Carcharias*, *Scymnus*, *Mustelus*, *Salmo salar*, *Esox lucius*.

Vögeln, Reptilien, einzelnen Amphibien und gewissen Teleosteen, dann bei allen Selachiern, den Chimären und Sirenoiden.“ „Dicker und mit einer äußersten elastischen Lage versehen findet sie sich bei den meisten Amphibien; am dicksten bei den Teleosteen, Cyclostomen und Ganoiden, wo selbst eine innere (*Limitans interna*) und eine äußere (*Limitans externa*) besondere elastische Lage an ihr sich finden kann und die mittlere Lage eine faserige Struktur annimmt.“ KÖLLIKER belegt also in zwei kurz aufeinanderfolgenden Arbeiten ein und dieselbe Schicht mit zwei verschiedenen Namen und verwirrt dadurch wie überhaupt durch seine eigenartige Homologisierung außerordentlich.

LOTZ (1864) erwähnt bei einigen Teleosteen (Salmoniden, Cyprinoiden, Perciden, Cataphracten) eine *Elastica interna*; es ist aber aus seinen Darlegungen nicht klar ersichtlich, ob er mit diesem Ausdruck eine aus elastischen Fasern bestehende Scheide bezeichnen will oder ob er das Chordaepithel darunter versteht.

W. MÜLLER (1871) beobachtet bei allen Wirbeltieren in der Umgebung der Chorda eine „Hülle“, die „keine zelligen Elemente eingelagert enthält“. Die Eigenschaften derselben seien bei allen Wirbeltieren dieselben und von jenen des elastischen Gewebes verschieden. Bei den Tieren, deren Faserscheide Zellen enthält, wäre diese „Hülle“ also der innerste zellenfreie Teil derselben; wo überhaupt keine Zellen in der Faserscheide vorkommen, hat MÜLLER mit „Hülle“ oder „Cuticularschicht“ die sekundäre Chordascheide bezeichnet.

Die Chordascheiden der Cyclostomen, Ganoiden und Teleosteer bestehen nach GEGENBAUR (1867) aus der *Elastica externa* und einer „Cuticularschicht“ (= Faserscheide). Eine *Elastica interna* ist hier nie ausgebildet. Bei den Selachiern, Holocephalen und Dipnoern dagegen kommt diese als dritte elastische Membran hinzu. Sie ist 0,001—0,0018“ dick, jedoch bezeichnet sie GEGENBAUR als den „unbeständigsten und damit unwichtigsten Teil der gesamten Scheide“. Sie erscheint als eine „Differenzierung der Bindesubstanzschicht (= Faserscheide), mit deren Innenfläche sie allezeit innig zusammenhängt“.

Spätere Forscher, so CARTIER (1875) und BALFOUR<sup>1)</sup> (1877) leugnen das Vorkommen einer *Elastica interna*. Letzterer glaubt, daß die *Elastica interna* KÖLLIKER's identisch sei mit der Cuticular-

1) Dieser untersucht nur die Elasmobranchier.

scheide W. MÜLLER's (s. o.), also nur die „innersten zellenfreien Teile der Faserscheide darstelle“.

GOETTE, der Untersuchungen über Ganoiden (1878), Plagiostomen (1878) und Teleosteer (1879) anstellt, kann nirgends eine *Elastica interna* entdecken. Er ist deshalb der Ansicht, daß KÖLLIKER's *Elastica interna* mit seiner *Cuticularscheide*<sup>1)</sup> identisch sei, kann diese aber nicht als elastisch erkennen.

SCHNEIDER (1879) findet bei einem 68 mm langen *Spinax acanthias* eine *Elastica interna* als gefensterte Membran. Er ist auch der erste, der in der Faserscheide von *Petromyzon marinus* Bildungen erkennt, die mit den später noch zu besprechenden spindelförmigen, elastischen Elementen identisch sind. Er beschreibt sie als „kleinere und größere längliche und runde Körper, welche das Licht stark brechen und durch Essigsäure nicht verändert werden“.

HASSE bezeichnet in seiner ersten Arbeit (1882) bei Ganoiden<sup>2)</sup> dem Chordaepithel direkt anliegend die *Elastica interna* als eine elastische „*Membrana fenestrata*“. Er nennt sie *Cuticula chordae*. Durch die Löcher dieser Membran treten Protoplasmafortsätze des Chordaepithels, und diese sollen die Fasern der Faserscheide bilden. In einer späteren Arbeit (1894) negiert er das Vorkommen einer solchen Membran, indem er schreibt: „Was RETZIUS, ich und andere Autoren bei den Ganoiden als innere elastische Haut beschrieben haben, ist ein leicht färbbarer Saum an der Innenfläche der Faserscheide, der aber unselbständig nichts weiter darstellt als die leichter färbbaren zentralen Teile der Faserscheidenfibrillen.“ Bei den Elasmobranchiern<sup>3)</sup> (1893) findet er dem Chordaepithel aufliegend eine *Cuticula chordae*. Diese wäre also nach heutiger Bezeichnung der innerste zellenfreie Teil der Faserscheide.

Bei den Cyclostomen<sup>4)</sup> (1894) fehlt nach ihm eine *Cuticula skeleti* (*Elastica externa*) und eine *Intercuticularschicht* (zellenhaltiger

1) Unter *Cuticularscheide* versteht GOETTE bei den Ganoiden und Teleosteen die Faserscheide, bei den Plagiostomen „den innersten, zellenfreien Teile derselben, die bei älteren Embryonen von Poren durchsetzt werden und meist nicht unmittelbar an die Zellen der äußeren Scheide (= zellenhaltiger Teil der Faserscheide) grenzen, sondern durch eine ebenfalls zellenfreie konzentrische und längsgestreifte Schicht von derselben getrennt sind“.

2) Er untersucht *Acipenser ruthenus* und *Acipenser sturio*.

3) Junge und ältere Embryonen von *Mustelus laevis* und *vulgaris*. —

4) *Ammocoetes* und *Petromyzon fluviatilis*.



Teil der Faserscheide der Elasmobranchier). Es ist nur noch eine Cuticula chordae vorhanden, als eine feine zusammenhängende Cuticularmembran. Zwischen dieser und dem Chordaepithel soll sich später eine Faserscheide bilden. Diese Cuticula chordae entspräche also nach heutiger Benennung der *Elastica externa*.

RETZIUS (1881) macht vergleichend histologische Studien an einem größeren Material von Cyclostomen, Fischen und Amphibien. Bei einigen Fischordnungen <sup>1)</sup> findet er zwischen der „cuticularen Schicht“ (= Faserscheide) und der „epithelähnlichen Zellschicht“ (= Chordaepithel) eine sehr dünne, allem Anscheine nach elastische, durchlöchernte Lamelle, der sich oft die Zellen des Chordaepithels fest anheften. Er gibt ihr die Bezeichnung „*Limitans elastica interna*“. Am Schlusse seiner Abhandlung macht er an *Petromyzon fluviatilis* noch Untersuchungen in chemischer Hinsicht. In der Nähe der inneren Grenze der Faserscheide sieht er „elastische Fasern in der Form von längsgehenden, ziemlich weit voneinander getrennten und etwas verzweigten Balken“. Diese Elemente sind wahrscheinlich identisch mit denen SCHNEIDER's.

GRASSI (1883) untersucht die Wirbelsäule bei Teleosteern. Nach ihm besteht die Chordascheide aus der eigentlichen Scheide (= Faserscheide) und der *Elastica externa*. Eine *Elastica interna* kann er nicht entdecken.

LWOFF (1887) untersucht *Petromyzon*, *Acipenser ruthenus*, *Chimaera*, *Acanthias*, *Esox lucius* und *Lota vulgaris*, außerdem noch Knochenganoiden und Amphibien. Er kommt zu dem Ergebnis, daß die *Elastica interna* nichts anderes sei als „das Produkt der Umwandlung der äußeren Teile des Chordaepithels. Sie kann deshalb in keiner Weise als ein Teil der Chordascheide betrachtet werden. Da sie eine feine strukturlose Cuticula darstellt, so ist ihr die Benennung Cuticula chordae (HASSE) zu lassen“. In der Faserscheide findet er überall noch Reste von Bindegewebszellen, auf Kosten deren die Fasern der Faserscheide entstanden sein sollen. Diese Zellen wandern nach ihm aus der skeletoblastischen Schicht durch Löcher in der *Elastica externa* ein.

KLAATSCH 1893<sub>1</sub>, <sub>2</sub>, 1895, 1897) bestreitet ebenfalls das Vorkommen einer *Elastica interna* sowohl bei Cyclostomen als auch bei Fischen.

---

1) Älteren Embryonen und erwachsenen Exemplaren von *Acanthias*, *Chimaera*, *Acipenser sturio* und vielleicht auch bei Cyclostomen.

Ebenso erklärt SCHEEL (1893) das, was KÖLLIKER und LOTZ bei Teleosteen als *Elastica interna* beschrieben haben, als „den optischen Ausdruck der Grenzkontur zwischen Scheide und Chorda-epithel“. Gestützt auf seine Untersuchungen an *Rhodeus amarus*, Bachforelle und Saibling hält er sich für berechtigt zu behaupten, daß eine *Elastica interna* bei Teleosteen überhaupt nicht vorkomme.

RABL (1892) erwähnt eine „*Tunica propria*“ (= *Elastica interna* KÖLLIKER's) bei *Pristiurus* und bei *Scyllium canicula*, ohne aber näher auf die Beschreibung dieser Membran einzugehen.

V. EBNER (1895, 1896<sub>1</sub>, <sub>2</sub>, 1897), stellt einige Jahre später bei Cyclostomen,<sup>1)</sup> Ganoiden,<sup>2)</sup> Teleosteen<sup>3)</sup> und Amphibien Untersuchungen an, speziell über das Vorhandensein oder das Fehlen einer *Elastica interna*. Er faßt seine Befunde zusammen in folgenden Worten: „Die *Elastica interna* fehlt den Amphibien, ist nicht deutlich bei Cyclostomen<sup>4)</sup> und Acipenseriden, zeigt aber eine mannigfache Entwicklung bei Elasmobranchiern und Teleosteen“. Er schließt aus diesen Ergebnissen, daß diese als elastisch zu bezeichnende durchlöcherter Haut eine späte und inkonstante Bildung der Chorda sei.

GADOW u. MISS ABBOTT (1895) bezeichnen die Faserscheide der Cyclostomen und Ganoiden als Chordascheide, während sie die zellenlosen Teile der Faserscheide der Elasmobranchier sowie die Faserscheide der Teleosteer mit dem Ausdruck *Elastica interna* belegen.

ALBRECHT (1902) untersucht von den Teleosteen *Esox lucius* und *Salmo fario*. Er leugnet hier das Vorkommen einer *Elastica interna* und bezeichnet das, was die früheren Autoren für eine solche gehalten haben, als die innerste strukturlose Schicht der Faserscheide.

SCHAUINSLAND (1906) nun hat in einer umfassenden Darstellung die Resultate früherer Forschungen zusammengetragen. Er kommt, bestärkt durch seine eigenen Untersuchungen, zu der Ansicht, daß, wo überhaupt eine *Elastica interna* vorkomme, diese kein selbst-

1) *Ammocoetes*, *Petromyzon fluviatilis*, *marinus* und *Myxine glutinosa*.

2) *Acipenser ruthenus*.

3) Hecht, Äsche, Forelle, Karpfen und Rotbart (bei letzterem findet er keine *Elastica interna*).

4) Bei *Petromyzon marinus* findet er in den innersten Teilen der Faserscheide eigentümliche kurze elastische Fasern, die aber nicht netzartig verbunden sind.

ständiges Gebilde sei, sondern nur eine „spätere Modifikation der innersten Schichten der Faserscheide darstelle“.

„Jedenfalls“, so sagt er weiter, „dürfte man mit dem Ausdruck *Elastica interna* aber überhaupt nur eine Schicht bezeichnen, die auch wirklich elastische Fasern enthält. Da dies aber bezüglich der *Elastica interna*, bei den Elasmobranchiern hauptsächlich, mindestens zweifelhaft ist, so sollte man diesen Namen hier lieber völlig vermeiden.“

Von den Forschern der neuesten Zeit kann HENNEGUY (1907) bei *Acanthias vulgaris* eine *Elastica interna* nachweisen. Er beschreibt dieselbe wie folgt: „cette couche est formée des fibres entrecroisées dans tous les sens, se colorant fortement par l'orcéine, comme les fibres élastiques.“ Da er diese Membran nur bei dieser Form finden kann, so mißt er ihr keine große morphologische Bedeutung bei.

Ebenso hat ZIMMERMANN (1909) bei verschiedenen Selachiern<sup>1)</sup> und Teleosteen<sup>2)</sup> eine *Elastica interna* gesehen. Er hält sie jedoch, in Übereinstimmung mit SCHAUINSLAND, für ein inkonstantes und unselbständiges Gebilde, das eine „besondere histologische Differenzierung der inneren Schichten der sekundären Chordascheide darstellt“.

Auch ROTH<sup>3)</sup> (1911) ist es neuerdings gelungen, an der Hand eines sehr umfangreichen Materials bei verschiedenen Selachiern eine solche Membran nachzuweisen. Ohne auf ihren Bau genauer einzugehen, beschreibt er sie als eine 0,5—3  $\mu$  dicke gefensterte elastische Membran, die leicht mit der Pinzette abgezogen werden kann.

1) *Mustelus laevis*, *Spinax niger*, *Scyllium canicula*, *Chimaera monstrosa*.

2) Forelle und Aal.

3) Diejenigen Arten, bei denen ROTH eine *Elastica interna* gefunden hat, bezeichne ich in der folgenden Aufzählung mit einem Stern: \**Chimaera monstrosa*, \**Spinax niger*, \**Centrophorus granulosus*, \**Centrina salviati*, \**Seymnius lichia*, \**Laemargus rostratus* und \**borealis*, *Echinorhinus spinosus*, *Hexanchus*, \**Heptanchus cinereus*, \**Scyllium catulus*, *Pristiurus melanostomus*, *Mustelus laevis* und *vulgaris*, *Zygæna malleus*, *Lamna cornubica*, *Oxyrhina gamphodon*, *Odontaspis*, *Selache maxima*, *Pristiophorus japonicus*, *Rhinobatus*, *Pristis*, *Torpeda marmorata*, *Raja clavata*, *Trygon*, *Dicerobatis giora*.

## Spezieller Teil.

### Eigene Untersuchungen.

Bevor ich meine Ergebnisse im einzelnen darstelle, ist es vielleicht zweckmäßig, die im folgenden zu verwendenden Bezeichnungen entsprechend dem heute ziemlich allgemein üblichen Gebrauch kurz anzugeben.

Unter *Elastica externa* — primäre oder äußere Chordascheide — versteht man eine durchlöchernte elastische Membran, die, als äußerste Schicht, die Chordascheiden gegen das skeletogene Gewebe abgrenzt. Darauf folgt nach innen die sogenannte Faserscheide — auch sekundäre Chordascheide genannt —. Diese besteht aus leimgebenden Fibrillen und enthält in ihren äußeren Teilen bei älteren Tieren von Selachiern, Knochenganoiden und Dipnoern von außen hereingedrungene Zellen. Nach innen von dieser Faserscheide findet sich die hier genauer zu beschreibende *Elastica interna* in der Regel als mehr oder weniger ansehnliche, gefensternte Membran an der Grenze der Faserscheide nach dem Chordaepithel zu entwickelt. Das nun folgende Chordaepithel — epitheliomorphe Schicht — besteht aus einer einschichtigen Zellenlage, wobei die Zellen meist nicht gegeneinander abgegrenzt sind. Es tritt aber, namentlich bei älteren Exemplaren, eine solche Zellabgrenzung ein. Der noch übrig bleibende Binnenraum wird ausgefüllt von dem eigentlichen Chordagewebe, bestehend aus blasigen Zellen. Dieses Chordagewebe kann eine Reihe von Besonderheiten aufweisen, von denen das eine oder andere noch im Speziellen zu erwähnen sein wird.

### Cyclostomen.

Material. *Petromyzon planeri* BL. Ammocoetes und erwachsene Exemplare. *Petromyzon fluviatilis* L. und *Petromyzon marinus* L. Erwachsene Exemplare.

Während man bei der Larve sowie bei den erwachsenen Tieren von *Petromyzon planeri* an Schnitten durch den Schwanz in der Faserscheide der Chorda noch keine elastischen Elemente entdecken kann, finden sich an Schnitten durch den vorderen Rumpf in den innersten Teilen derselben vereinzelt kurze elastische Fäserchen. Sie sind gewöhnlich von spindelförmiger Gestalt und haben zirkulären Verlauf.

Diese Elemente erscheinen bei *Petromyzon fluviatilis* und *marinus*

schon 4—5 cm vom Schwanzende entfernt und werden gegen den vorderen Rumpf hin sehr häufig. Während nun diese leicht zu erkennenden Elemente schon von SCHNEIDER und v. EBNER, vielleicht auch von RETZIUS<sup>1)</sup> gesehen worden sind, sind die außerdem noch vorhandenen ebenfalls zirkulär verlaufenden ganz feinen elastischen Fäserchen bis jetzt noch nicht beschrieben.

Auf dem Querschnitt (Fig. 1) liegen die balkenförmigen Gebilde in Abwechslung mit den feineren dem peripheren Rand des Chordaepithels entlang nebeneinander; dem Chordaepithel zu ist die so entstandene Linie öfters ausgezackt. Auf Längsschnitten (Fig. 2) präsentieren sich die dicken Fasern als Klumpen von etwas unregelmäßiger Gestalt; die feineren Fäserchen erscheinen als Aneinanderreihung feiner Pünktchen.

Um zu erkennen, ob die dicken Elemente nicht in schraubenförmigen Windungen angeordnet sind, stellte ich einen tangentialen Längsschnitt<sup>2)</sup>, den ich von *Petromyzon fluviatilis* in Fig. 3 gezeichnet habe, bzw. ein Flächenpräparat<sup>3)</sup> her. Es zeigte sich nun deutlich, daß dieselben von begrenzter Länge sind, daß es sich also wirklich um spindelförmige Gebilde handelt. Außerdem ist hier zu sehen, daß die dünnen elastischen Fäserchen sich manchmal gegenseitig verbinden. Damit ist die Andeutung, sozusagen der erste Versuch zur Bildung einer netzförmigen elastischen Membran gegeben.

Das Chordaepithel, daß bei allen Petromyzonten in mächtiger Entfaltung vorhanden ist, steht senkrecht zu den Chordascheiden und besteht namentlich bei *marinus* aus hohen, voneinander abgegrenzten Zellen. In diesen finden sich bei *fluviatilis* und *marinus*, von den innersten Teilen der Faserscheide ausgehend und oft ziemlich weit in dieselbe hereinreichend, zuweilen unregelmäßige klumpige und regellos liegende Gebilde. Diese verhalten sich den spezifischen

---

1) Nach Behandlung von in Alkohol gehärteten Exemplaren von *Petromyzon fluviatilis* mit 0,3%iger Sodalösung bei 40° C während 4 Stunden sieht er „längsgehende ziemlich weit voneinander getrennte und etwas verzweigte Balken“; später bemerkt er: „diese scheinbaren Fasern sind vielleicht aber auch nur glänzende Grenzen der balkigen Streifen der Scheide“. Da er außerdem die Elemente als längsgehend beschreibt, so ist es fraglich, ob sie mit den meinen identisch sind.

2) Da ich diesen Ausdruck in der Folge öfters gebrauche, so wird es gut sein, denselben genau zu präzisieren. Ich verstehe unter einem tangentialen Längsschnitt einen solchen, der die Stelle tangential trifft, wo im allgemeinen die *Elastica interna* liegt.

3) Durch Macerieren mit 10%iger Kalilauge während 3—5 Stunden.

Farbstoffen gegenüber genau so wie die in der Faserscheide vorkommenden elastischen Elemente. Da *Petromyzon planeri* viel Glykogen in der Chorda enthält, so dachte ich daran, daß es sich hier ebenfalls um Glykogen handeln könnte. Die entsprechenden Versuche (Speichel- und Iodreaktion) ergaben jedoch negative Resultate. Da nun auch Kalilauge diesen Bildungen nichts anzuhaben vermochte, so möchte ich sie als elastische Substanz betrachten. Nebenbei wäre noch zu erwähnen, daß *Petromyzon marinus* infolge seiner Größe ein gutes Objekt darstellt, um die Bildung des Chordaepithels zu studieren. Einige Zentimeter vom Schwanzende entfernt erkennt man an Serienschnitten deutlich, wie ein Teil der Kerne der Chorda durch die sich anscheinend in den Zellen derselben bildenden Vacuolen allmählich an die Peripherie gedrängt wird. Zuerst in Syncytien angeordnet, entstehen etwa 3—4 cm vom Schwanzende entfernt Zellgrenzen. Mit diesen Beobachtungen habe ich die Angaben von SCHAUMSLAND (1906, p. 394), daß die zuerst in „Syncytien“ angeordneten Zellen sich zu wirklich voneinander begrenzten Zellen entwickeln können, bestätigt.

In der Faserscheide, sowohl in der Nähe der *Elastica interna* als auch der *externa*, findet sich sowohl bei *P. fluviatilis* als auch bei *marinus* viel elastisches Material von derselben Gestalt wie die dicken Fasern der „Interna“. Nicht selten kann man einzelne solche Elemente bis in die Mitte der Faserscheide hinein antreffen.

Die *Elastica externa* ist hier überall bis ins späte Alter wohl ausgebildet.

### Elasmobranchier.

#### *Laemargus borealis* GTHR.

**Material.** Wirbelstücke vom vorderen Rumpf eines großen Tieres.

Die *Elastica interna* ist vorhanden als gefensterte Membran von 7  $\mu$  Dicke. Ein Flächenbild (Fig. 4 und 5) zeigt uns folgendes. Wir haben eine elastische Grundsubstanz, die von runden bis unregelmäßig ovalen Löchern durchbohrt ist. Deren Breite in der Längsrichtung schwankt zwischen 5 und 200  $\mu$ . Auf dieser elastischen Grundsubstanz verläuft ein Maschenwerk von längsgehenden elastischen Fasern; dieselben sind im allgemeinen ziemlich dick und stark konturiert. Die durch diese Maschen gebildeten Räume sowie

die Löcher der Grundsubstanz sind ausgefüllt von einem Netzwerk ganz feiner Fasern, die in ersterem Falle meist Längs-, in letzterem Circulärverlauf zeigen.

Sehr störend für die Betrachtung und das Studium des genaueren Baues der Interna wirken die vielen punktförmigen Gebilde, die auf dem mit Kalilauge lospräparierten Flächenpräparate aufliegen und zusammengelagert sind. Dieselben widerstehen der Kalilauge und färben sich außerordentlich intensiv mit Orcein und Resorcinfuchsin. Da sie auch auf einem Querschnitt <sup>1)</sup> der Innenfläche der *Elastica interna* angelagert zum Vorschein kommen und da wir sie später bei anderen Selachiern noch oft sehen, so müssen wir diesen Bildungen eine erhöhte Aufmerksamkeit zuwenden. Vielleicht stehen sie zu der Genese der *Elastica interna* in Beziehung.

Auf Querschnitten (Fig. 6) ist ersichtlich, daß diese Membran gegen das Chordaepithel stark gezähnt erscheint, während sie gegen die Faserscheide ziemlich glatt konturiert ist. Sie präsentiert sich als Aneinanderreihung spindelförmiger Balken. Dieses Verhalten ist typisch für die Elasmobranchier. Intravertebral wird die Membran etwas zarter.

Das Chordaepithel ist bei diesem alten Exemplar geschwunden. Hier und da kann man dasselbe nur noch durch einen Kern, der an der Stelle liegt, wo diese Schicht sich sonst findet, angedeutet sehen.

In den zellenfreien Teilen der Faserscheide finden sich öfters meist von der *Elastica interna* ausgehend oder doch ganz in ihrer Nähe, zirkulär gehende elastische Fasern.

Die *Elastica externa* ist nur noch in Resten zwischen den Bogenbasen vorhanden und verschwindet intravertebral vollständig.

### *Chlamydoselachus anguineus* GARM.

Material. Stücke vom vorderen Rumpf eines erwachsenen Exemplars.

Die *Elastica interna* ist hier sehr ähnlich gebaut wie bei

---

1) Ich habe es unterlassen, diese Gebilde auf einem Querschnitt (Fig. 4) einzuzichnen, da sonst das Bild der Interna sehr undeutlich würde. Ich verweise deshalb auf den Querschnitt von *Heptanchus* (Fig. 8), wo die identischen Bildungen angedeutet sind. Es mag bemerkt sein, daß, wenn ich später diese Elemente auch im Text erwähnen werde, dieselben aus den oben angeführten Gründen auf der Figur nicht angegeben werden.

*Laemargus borealis*, so daß ich auf die dort gegebene eingehende Beschreibung verweisen kann. Erwähnt sei nur noch, daß die Membran hier viel schwächer ausgebildet ist (Fig. 7), da sie nur bis zu  $2,5\ \mu$  dick wird. Die Löcher in der Grundsubstanz werden in der Längsrichtung bis zu  $75\ \mu$  breit, außerdem sind die Fasern auf der Grundsubstanz viel dünner bzw. die durch dieselben gebildeten Löcher viel kleiner als bei *Laemargus*. Die Verhältnisse des Chordaepithels weichen insofern etwas ab, als dieses ziemlich stark ausgebildet ist. Außerdem werden die elastischen Fasern in den zellenfreien Teilen der Faserscheide verhältnismäßig häufig.

### *Heptanchus cinereus.*

Material. Exemplar von etwa 1 m; vorderster Rumpf.

Die 2— $2,3\ \mu$  dicke *Elastica interna* präsentiert sich auf Flächenpräparaten ähnlich wie bei den schon besprochenen Selachierformen, nur sind die Löcher in der Grundsubstanz kleiner als dort, so daß der Längsdurchmesser meist nur bis zu  $40\ \mu$ , der Querdurchmesser bis zu  $15\ \mu$  beträgt. Diese verhältnismäßig große Breite der Löcher bedingt, daß sich die Membran auf Querschnitten (Fig. 8) in kurzen Abständen unterbrochen zeigt. In ihrem übrigen Verhalten verweise ich auf die Schilderung bei *Laemargus borealis*. Da jene Anhäufung körniger und oft auch homogen erscheinender stark gefärbter Gebilde nicht immer so häufig ist wie bei vielen anderen Selachiern, so ist gerade dieses Objekt geeignet, dieselben zur Darstellung zu bringen. Auf dem Querschnitt (Fig. 8) sieht man deutlich, wie sich eine solche Bildung (e, 2) der Interna von der Innenseite her anlegt.

Das Chordaepithel ist im allgemeinen bis zu  $10\ \mu$  breit und verschwindet intravertebral fast vollständig. In demselben sowie in den Wänden der Chordavacuolen finden sich mit den für elastisches Gewebe typischen Farbstoffen gut gefärbte punktförmige Gebilde. Da nun das Chordaepithel nur da, wo die Chordavacuolen anfangen, Kerne enthält, so scheint es fast, als ob die Pünktchen hier von den Zellen gebildet werden und dann an die Peripherie des Chordaepithels wandern, um sich dort vielleicht zu jenen Klumpen zu verdichten, die wir schon oben beschrieben haben.

Intravertebral nun finden wir in den Chordavacuolen, ausgehend von der Peripherie derselben, wabenartig zusammengesetzte, oft auch ziemlich homogen erscheinende Bildungen, wie wir sie ähnlich an dieser Stelle nirgends antreffen. Dieselben färben sich stark mit



Resorcinfuchsin und Orcein. Mit Hämatoxylin erhalten wir eine Blaufärbung. Um ihre Natur festzustellen, stellte ich weitere Versuche an. Es ergab sich, daß sie, mit Kalilauge behandelt, verschwinden. Elastischer Natur können sie also nicht sein. Weiter fand ich, daß mit Iodiodkalium die Glykogenreaktion nicht eintritt; ebenso erhielt ich mit VAN GIESON'scher Färbung ein negatives Resultat. Da sich nun mit Thionin eine rotviolette Färbung erzielen läßt, so kann man annehmen, daß es sich hier um mucinhaltige Substanzen handelt.

In den innersten Teilen der Faserscheide, ganz in der Nähe der *Elastica interna* oder von ihr ausgehend, finden sich wieder, zirkulär verlaufend, Elemente elastischer Natur.

Die *Elastica externa* hat sich wiederum zwischen den Bogenbasen noch sehr gut erhalten und zeigt sich auf Querschnitten stark konturiert. Es ist hier sehr schön zu sehen, wie die Membran gegen die Bogenbasen hin allmählich dünner wird, bis sie an der Ansatzstelle der Bogen sich aufzufasern beginnt, ihre Elemente also dort anscheinend resorbiert werden. Genau vertebral verschwindet sie auch zwischen den Bogenbasen.

### *Spinax niger* BONAP.

Material. Erwachsenes Exemplar sowie ein reifer Embryo.

Die *Elastica interna* ist bei dem alten und jungen *Spinax* in guter Ausbildung vorhanden. Sie ist bei ersterem natürlich stärker entwickelt als bei letzterem. Betrachten wir uns ein Flächenbild dieser Membran (Fig. 9), gleichgültig ob dasselbe von dem alten oder jungen *Spinax* stammt, so sehen wir eine äußerst zierlich gebaute netzförmige Membran vor uns, deren Dicke bei dem alten *Spinax* 2  $\mu$ , bei dem jungen 1,5  $\mu$  beträgt. Auf einer durchlöcherten Grundsubstanz sowie in den Löchern derselben erscheint ein Netzwerk von Fasern, deren Verlauf in ersterem Falle Längs-, in letzterem Zirkulärrichtung hat. Sie sind von wechselnder Stärke, werden jedoch bedeutend dünner als bei den schon geschilderten Selachiern. Die Löcher in der Grundsubstanz sind beim alten *Spinax* in der Längsrichtung oft bis zu 45  $\mu$ , beim jungen Tier bis zu 25  $\mu$ ; in der dazu senkrechten Richtung können dieselben bis zu 10  $\mu$  breit werden. Zuweilen bleiben sie so klein, daß nur noch eine sehr starke Vergrößerung ihr Vorhandensein sicherstellen kann. Außerdem sind sie meist sehr spärlich. Damit stimmen die Querschnitte (Fig. 10) überein, welche die Membran nur selten unterbrochen

zeigen. Dagegen ist sie namentlich beim älteren Tier auffallend stark gegen die Innenseite gezackt. Intravertebral wird sie, wie wir das schon öfters bei anderen Formen beobachtet haben, zarter und engmaschiger.

Das Chordaepithel ist hier sehr gut erhalten; die Zellen sind nicht gegeneinander abgegrenzt.

In den zellenlosen Teilen der Faserscheide sieht man öfters elastische Elemente (Fig. 10).

Die *Elastica externa* hat sich bei dem Embryo zwischen den Bogen noch vollständig erhalten, während sie da, wo diese den Chordascheiden aufsitzen, nicht mehr zusammenhängend, in Gestalt von dünnen und oft verzweigten Fasern auftritt. Bei den erwachsenen Tieren zeigt sie sich nur noch genau intervertebral.

### *Scyllium canicula* L.

Material. Stück aus dem Rumpf eines großen Exemplars.

Hier sind die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei *Spinax niger*, so daß ich im großen und ganzen auf die dort gegebene Beschreibung verweisen kann. Es erübrigt sich nur noch zu sagen, daß die *Elastica interna* hier sehr zart wird; ihre Dicke beträgt nur noch 0,22—0,3  $\mu$ . Außerdem sind die Löcher in der Grundsubstanz in der Längsrichtung im allgemeinen 14  $\mu$  breit.

### *Squatina angelus* L.

Material. Ältere Embryonen von 12½ und 23 cm Länge.

Das Flächenbild (Fig. 11) der 2  $\mu$  dicken *Elastica interna* bietet insofern etwas abweichende Verhältnisse von den bisher geschilderten Formen, als hier eine deutliche längsgehende Richtung der auf der durchlöcherten Grundsubstanz aufliegenden Fasern nicht mehr zu erkennen ist. Dieselben bilden ein Netzwerk ziemlich regellos verlaufender Fasern. Die meist ovalen Löcher, die intervertebral eine größte Ausdehnung in der Längsrichtung zeigen und in denen öfters elastische Fäserchen zu erkennen sind, werden vertebral sehr klein und liegen dort außerordentlich nahe zusammen. Damit in Zusammenhang ist ein Dünnerwerden der Membran zu konstatieren (Fig. 12). Im übrigen sind die Verhältnisse die gleichen wie bei den schon geschilderten Selachiern.

*Mustelus laevis* RISSO.

Material. Stück aus der Gegend der ersten Rückenflosse eines 80—90 cm langen Tieres.

*Lamna cornubica*.

Material. Erster Rumpfwirbel eines ausgewachsenen Exemplares.

Die *Elastica interna* wird bei diesen Formen außerordentlich dünn. Das Flächenbild (Fig. 13 bzw. 15) zeigt ein Netzwerk grober Längsfasern, die ein Maschenwerk sehr feiner Fasern umschließen, deren Verlauf namentlich bei *Mustelus* ziemlich ungeordnet werden kann. Auf den dicken Fasern sehen wir ebenfalls ein Netzwerk längsgehender Fasern, deren Anordnung ich in der Fig. 14 an einer besonders stark verdickten Stelle der Vereinigung zweier grober Fasern von *Mustelus* gezeichnet habe. Mehr noch als bei den bisher geschilderten Selachiern zeigt sich hier, daß die Membran vertebral einer sehr starken Reduktion unterliegt. Hand in Hand damit ist ein Kleinerwerden der durch die dicken Maschen gebildeten Hohlräume zu beobachten.

Eigentümliche Bildungen zeigen Querschnitte durch die Chorda von *Lamna*. In der Fig. 16, wo die *Elastica interna* ziemlich schematisch angegeben ist, sehen wir gegen die Chorda sowie in die Faserscheide hereinreichend Gebilde, die eine Schichtung aufweisen. Mit Kalilauge behandelt verschwinden sie. Mit Resorcin-Fuchsin tritt überhaupt keine Färbung ein, mit Orcein nur eine schwache. Dagegen erhält man mit Hämatoxylin eine Blaufärbung. Dem ganzen Habitus nach kann man wohl vermuten, daß man es hier mit der Ausscheidung irgendeines besonderen Stoffes zu tun hat. Ob es sich dabei nicht etwa um ein bei der in diesem Falle nicht sehr sorgfältigen Konservierung entstandenes Kunstprodukt handelt, kann ich nicht entscheiden.

Reste eines Chordaepithels scheinen sowohl bei *Mustelus* als auch bei *Lamna* nur noch hier und da in Form einzelner, der *Elastica interna* anliegender Kerne vorhanden zu sein.

In den innersten zellenlosen Teilen der Faserscheide liegen auch hier öfters zirkulärgehende elastische Fäserchen.

Die *Elastica externa* scheint vollständig verschwunden zu sein.

*Chimaera monstrosa.*

Material. Erwachsenes Tier.

Die *Elastica interna* stellt hier von der Fläche betrachtet ein Maschenwerk dicker längsgehender Fasern vor. Diese umrahmen ein Netzwerk dünnerer Fasern, deren Verlauf meist ebenfalls längsgerichtet ist und dessen Maschenräume ausgefüllt werden von einem Netzwerk zirkulär und schiefgehender sehr dünner Fasern. Wir haben also ein ähnliches Bild wie bei der schon besprochenen *Lamna cornubica* (Fig. 15). Die Dicke dieser Membran beträgt etwa  $2,4 \mu$ . Auf Querschnitten (Fig. 17) zeigt sie sich als Aneinanderreihung stark konturierter spindelförmiger Balken, die dem Chordaepithel zu ausgezackt erscheinen. Wie auf Längsschnitten ersichtlich, ist sie durch den ganzen Wirbelkörper hindurch erhalten.

Das Chordaepithel enthält hier nur wenige Kerne, und es lassen sich keine Zellenabgrenzungen erkennen.

In den kernlosen Teilen der Faserscheide liegen, oft von der *Interna* ausgehend, zirkulär verlaufende elastische Fasern.

*Raja clavata* L.

Material. Ein Exemplar von 25 cm Länge und verschiedene größere Tiere.

*Raja punctata* L.

Material. Wirbelsäule eines größeren Tieres sowie ein reifer Embryo.

Ich behandle die beiden zusammen, da die Verhältnisse sehr ähnlich sind. So ergibt ein Flächenbild der *Elastica interna* (Fig. 18) von *Raja clavata* folgendes. Ein langmaschiges Netzwerk dickerer längsgehender Fasern umgibt ein aus feineren, oft regellos angeordneten, elastischen Fasern bestehendes Netzwerk. Die Membran ist also hier den übrigen Selachiern gegenüber sehr einfach gebaut.

Auf Längsschnitten (Fig. 19) sieht man, daß diese Membran vertebral vollständig verschwindet. Die Reduktion ist also dort schon soweit fortgeschritten, wie wir dies später bei den Teleosteen fast durchweg beobachten werden.

Ist diese Membran bei *Raja clavata* in der trichterförmigen Erweiterung des Wirbelkörpers schon außerordentlich dünn, so wird sie dort bei *punctata* noch viel zarter, so daß sie selbst mit starken Vergrößerungen nur sehr schwer zu erkennen ist. Während sie

sich intervertebral auf dem Längsschnitt als ziemlich kontinuierliche Linie zeigt, tritt sie gegen den vertebralen Teil der Chorda als eine Aneinanderreihung von Pünktchen in die Erscheinung. Dies stimmt mit dem Flächenbild überein, wo zu sehen ist, daß die Maschen hier nicht mehr in die Länge ausgezogen, sondern oft so breit wie lang sind.

Zum ersten Male begegnen wir hier einem Knorpelzapfen (Fig. 19 *ch. k*), der die Verengungsstelle der Chorda ausfüllt und oft ziemlich weit in die trichterförmige Erweiterung des Wirbelkörpers hereinreicht. Die Behauptung, daß dieses Gebilde aus Knorpel besteht, stützt sich auf folgende Versuche. Mit Orcein wird die für Knorpel typische Färbung erzielt, ebenso mit Hämatoxylin und Methylenblau. Außerdem sprechen verschiedene andere Befunde für obige Ansicht. So haben wir meist Zellen von runder Gestalt, in denen der Inhalt etwas geschrumpft ist. Öfters beobachtet man auch Mitosen; es können dann verschiedene Zellen in einer Kapsel liegen (Fig. 20). Genau zentral scheint der Chordastrang noch zum Teil erhalten zu sein (Fig. 19 *f*).

Sonderbar ist nun, daß diese Bildungen im Schwanze bedeutend stärker ausgebildet sind als im Rumpf.

Solcher Chordaknorpel wird schon von früheren Forschern meist bei Amphibien und Reptilien beschrieben. Über die Genese desselben herrschen sehr verschiedene Ansichten. So soll sich nach GEGENBAUR (1867) die Chorda durch Ausscheidung von Grundsubstanz zwischen die Zellen des Chordaepithels in Knorpel verwandeln können.

LWOFF (1887), ZYKOFF (1893) und GADOW (1895) glauben, daß derselbe von außen her eindringt und dann die Chorda im Gebiet eines jeden Wirbels verdrängt und zerstört.

Spätere Forscher, vor allem FIELD (1895), v. EBNER (1897) und KLAATSCH (1897), kommen zu dem Resultat, daß die Chordazellen und zwar speziell diejenigen des Chordaepithels die Elemente für diesen Knorpel bilden.

STUDNICKA (1879, 1903) findet außer bei Amphibien und Reptilien auch im vorderen Rumpfe von *Myxine* und *Chimaera* solchen, durch das Eindringen der Knorpelzellen von außen hier gebildeten, Chordaknorpel. Oft treten nur einzelne Knorpelzellen in das Innere der Chorda ein und scheiden dort eine Grundsubstanz um sich heraus aus. „Dieses Verhalten findet sich bei einigen Selachiern (*Raja*, *Myliobatis*, *Squatina*) und zwar in der durch den Wirbelknorpel be-

dingten Verengerung der Chorda, die dann ganz von Knorpel ausgefüllt werden kann. Hier und da besitzt aber auch das Chordaepithel die Fähigkeit, sich in ein Knorpelgewebe umzuwandeln.“

Nach der Ansicht KAPEL'KIN'S (1900) entwickelt sich bei Amphibien und Reptilien der vertebrale Chordaknorpel auf Kosten des Chordaepithels.

Neuerdings nun beschäftigen sich verschiedene Forscher<sup>1)</sup> mit dieser Materie, und sie kommen, von einigen unwesentlichen Kontroversen abgesehen, im allgemeinen zu der Ansicht, daß die Chordaepithelzellen den Knorpel liefern. KRAUSS glaubt in den Chordavacuolen oft Strukturen von Netz- und Fadenform zu erkennen und hält diese Bildungen für das Vorstadium des Knorpels. Er glaubt also, daß außer den Chordaepithelzellen auch die typischen Chordazellen befähigt sind, sich in Knorpel umzuwandeln. Dieser Ansicht schließt sich STUDNICKA in seiner Arbeit (1909) an.

Meine Befunde schließen sich denen von KRAUSS an. Auch ich kann in den Chordavacuolen deutlich Netz- und Fadenstruktur erkennen, die sich mit basischen Farbstoffen stark tingieren und daher vielleicht Vorstufen des Knorpels darstellen. Auf der Fig. 19 sieht man das Chordaepithel (*ch. ep*) durch den Knorpel weit in die Chorda hineingeschoben, und in ihrer Nähe kann man öfters eine reichliche Anlagerung von Knorpelzellen erkennen. Demnach scheint es, als ob das Chordaepithel zur Knorpelbildung unbedingt in Beziehung stehe. Andererseits sieht man in den innersten Teilen der früher zellenlosen Faserscheide (*f. s*) ebenfalls Knorpelzellen. Trotzdem dieselben durch eine allerdings nur sehr schwach entwickelte *Elastica interna* von dem Chordaknorpel getrennt sind, wäre es möglich, daß von hier aus durch die Löcher der *Interna* Zelleneinwanderungen stattfinden. Eine genaue Entscheidung in dieser Frage könnte also nur eine Untersuchung verschiedener Entwicklungsstadien bringen.

### *Torpedo marmorata* RISSO.

#### *Torpedo ocellata* RAF.

Material. Von ersterem standen mir große Tiere, zum Teil 43–44 cm lang zur Verfügung, während ich von *Torpedo ocellata* meist nur ganz kleine Tiere untersuchte.

1) KRAUSS (1908), STUDNICKA (1909), SCHAFFER (1897), GEORGI (1911). Diese Autoren untersuchen verschiedene Amphibien.

Ich finde hier nirgends mehr weder eine *Elastica interna* noch eine *externa*; außerdem ist bei den alten Tieren keine Spur jener zellenlosen Teile der Faserscheide zu erkennen, die bei den jungen Tieren in sehr dünner Lage noch vorkommt. Auch kann man bei *T. ocellata* nur ein äußerst schwach ausgebildetes Chordaepithel erkennen; dieses ist bei den älteren Tieren überhaupt nur noch in den peripher von der Chorda liegenden Kernen angedeutet.

Da nun SCHAUINSLAND (1906) bei 1,6 cm langen Embryonen eine *Elastica externa* angibt, während ich eine solche bei meinen etwas größeren Exemplaren nicht mehr finden kann, so wäre es auch möglich, daß in jenen jungen Stadien außer der *Elastica externa* auch eine *interna* vorhanden ist, die dann frühzeitig verschwinden würde.

Hier haben wir wieder wie bei *Raja* in den Chordavacuolen Netz- und Fadenstrukturen, die sich ebenso wie dort mit für Knorpel charakteristischen Farbstoffen stark tingieren. Zu einer Knorpelbildung kommt es aber hier nicht.

In diesen Fadennetzen finden wir oft Concremente. Es sind dies kleine halbmondförmige Gebilde von geschichtetem Bau, die sich mit verschiedenen Farbstoffen, namentlich mit Boraxcarmin, Hämatoxylin und Orcein, stark färben. Über ihre Natur kann ich nichts sagen.

### Ganoiden.

#### *Acipenseridae.*

#### *Acipenser guldenstädtii.*

Material. Erwachsenes Tier.

#### *Acipenser huso.*

Material. Teile der Chorda eines Exemplars von 360 cm Länge.

#### *Acipenser ruthenus.*

Material. Exemplare von 15, 30—40 und 60 cm Länge.

#### *Acipenser stellatus.*

Material. Teile eines Exemplars von 165 cm Länge.

*Acipenser sturio.*

Material. Teile vom Schwanz und vom vorderen Rumpf größerer Exemplare.

Die *Elastica interna* stellt sich hier auf Tangentialschnitten (Fig. 21) als ein Netzwerk meist längsgehender Fasern, die manchmal rhombische Maschen bilden, dar. In den Maschenräumen finden sich noch dünnere, unregelmäßig verlaufende Fäserchen. In der Fig. 21 sind außerdem noch zirkulärgehende Fäserchen mit eingezeichnet; diese liegen aber schon in der Faserscheide. Oft scheint es, als ob einzelne Fäserchen aus Pünktchen zusammengesetzt werden, ein Verhalten, das gerade hier sehr deutlich ausgebildet ist und auf das wir später bei der Besprechung der Entstehung von elastischen Fasern zurückkommen werden.

Ein Querschnitt (Fig. 22, 23) zeigt uns die Membran als eine Aneinanderreihung von Fäserchen entlang der Peripherie des Chordaepithels, wobei dieselben an ihrem Vereinigungspunkt etwas in das Chordaepithel hereinreichen. Bei *Acipenser sturio* sind insofern etwas abweichende Verhältnisse, als die Interna ziemlich dick wird (bis zu 2  $\mu$ ). Sie erscheint deshalb dort auf einem Querschnitt ähnlich wie bei den Selachiern als Nebeneinanderreihung dicker, balkenförmiger Gebilde, die dem Chordaepithel zu uneben sind.

Das Chordaepithel ist im allgemeinen sehr wohl entwickelt (mit Ausnahme von *Acipenser sturio*, wo es namentlich im Rumpfe sehr undeutlich wird). Die Zellen desselben sind außer bei *Acipenser huso* gut gegeneinander abgegrenzt und stehen senkrecht zu den Chordascheiden. In ihren peripheren Teilen finden sich jene schon oft beschriebenen körnigen Gebilde, die sich erst ganz in der Nähe der Interna zu Fäserchen anordnen.

In den innersten Teilen der Faserscheide findet sich außerordentlich viel elastisches Material. Während sich bei *Ac. ruthenus* und namentlich bei *Ac. sturio* und *Ac. stellatus* nur hier und da eine netzförmige Anordnung dieser meist zirkulärgehenden Fäserchen zeigt, haben wir bei den übrigen Arten und hauptsächlich bei *Ac. huso* (Fig. 25) eine starke Entwicklung von zu Maschenwerken angeordneten Fäserchen von gleichem Verlauf. Dieselben sind mit der Interna sowie unter sich selbst öfters durch mehr oder weniger deutlich quergehende Fäserchen verbunden und reichen manchmal ziemlich tief in die Faserscheide herein. Diese Verhältnisse be-



dingen, daß die *Elastica interna* hier nicht von der Faserscheide losgelöst werden kann.

Während nun die meisten Forscher die Faserscheide bei *Acipenseriden* als zellenlos betrachten, findet dort LWOFF (1887) Zellen oder wenigstens Reste solcher, und zwar sollen dieselben von außen her durch Löcher in der *Elastica externa* eingewandert sein und so die Fibrillen der Faserscheide gebildet haben. Durch diese Angaben aufmerksam gemacht, untersuchte ich die Faserscheide aller mir zur Verfügung stehender *Acipenseriden* und konnte feststellen, daß solche Bildungen absolut nicht vorhanden sind. Ich muß daher annehmen, daß LWOFF die hier vorhandenen kurzen elastischen Fäserchen für Bindegewebszellen gehalten hat, ebenso wie PÉRÉPELKINE (1878) und BUJOR (1891), die zellige Elemente in der Faserscheide von *Petromyzonten* gesehen haben wollen, vielleicht durch solche auch dort vorkommende elastische Elemente getäuscht worden sind.

Dagegen finde ich in den äußersten Teilen der Faserscheide alter *Acipenseriden* Zellen. Hier sind die Fasern der Faserscheide also schon längst gebildet, und ich muß deshalb noch einmal betonen, daß diese von mir gesehenen Zellen nichts mit denen LWOFF's zu tun haben. Dieselben dringen ein durch schon vorhandene Löcher in der *Elastica externa* und zwar aus der hier überall sehr stark entwickelten skeletoblastischen Schicht. Dabei mag es unentschieden bleiben, ob diese Löcher durch die Zellen vergrößert werden oder nicht. Jedenfalls besteht die Tatsache, daß dieselben im Schwanze, wo meist keine oder eine nur sehr unbedeutende Einwanderung von Zellen erfolgt, noch sehr klein sind, während sie im vorderen Rumpfe eine beträchtliche Größe erreichen. Bei *A. sturio* und bei *huso* geht dies hier sogar so weit, daß die *Externa* an den betreffenden Stellen ähnlich wie bei den *Selachiern* nur noch in Stücken vorhanden ist. Meist findet nun die Zelleneinwanderung da, wo die Bogen aufsitzen, statt und dort namentlich in der Nähe von Gefäßen. Jedoch kann man öfters beobachten, daß auch in den zwischen den Bogenbasen gelegenen Teilen solche Einwucherungen vor sich gehen.

Der Vorgang im einzelnen spielt sich folgendermaßen ab. In der Nähe eines Loches der *Externa* findet eine Ansammlung von Bindegewebszellen statt. Diese nehmen dort eine längliche Gestalt an, um nun durch aktive Wanderung in die Faserscheide einzudringen (Fig. 24), wo sie sich dann entsprechend dem Faserverlauf zirkulär anordnen. Die Kerne der eindringenden bzw. eingedrungenen Zellen weisen nun öfters Mitosen auf, so daß also außer durch Ein-

wanderung auch durch Teilung an Ort und Stelle eine Vermehrung dieser Zellen stattfindet. Während dieselben bei alten Tieren von *Ac. ruthenus* sich nur in der Nähe eines Loches der Externa in der Faserscheide finden, verbreiten sie sich bei allen übrigen Formen gleichmäßig in den äußersten Teilen derselben. In dem vordersten Rumpfe von *ruthenus*, wo die oberen und unteren Bogen schon verschmolzen sind, sieht man nur hier und da einen Zellkern in einem Loch der Externa stecken.

Es scheint nun, als ob bei sehr alten Exemplaren im vorderen Rumpf die zelligen Teile der Faserscheide wenigstens teilweise verknorpeln (*Ac. sturio*). Dies wäre also ein Prozeß, wie er sich bei den Selachiern allerdings schon sehr frühzeitig und in viel stärkerem Maße abspielt.

#### Teleosteer.

Ohne auf die systematische Stellung immer genau Rücksicht zu nehmen, behandle ich in der folgenden Darstellung diejenigen Formen zusammen, bei denen die zu beschreibenden Verhältnisse ähnlich sind.

#### *Salmo fario* H.

Material. Ein Exemplar von 23 cm und ein solches von  $7\frac{1}{2}$  cm Länge.

#### *Esox lucius* L.

Material. Exemplar von 22 und  $5\frac{1}{2}$  und 3 cm Länge.

#### *Clupea harengus* L.

Material. Ein Exemplar von  $24\frac{1}{2}$  cm Länge.

Die *Elastica interna* präsentiert sich auf Tangentialschnitten (Fig. 26 u. 28) intervertebral als ein Netzwerk längsgehender Fasern von wechselnder Dicke. In den durch die stärkeren Fasern gebildeten Maschenräumen, die ihre größte Breite in der Längsrichtung haben, finden sich Netzwerke dünnerer oft zierlich angeordneter Fasern. Vertebral<sup>1)</sup> zeigen sich auf den medianen und tangentialen Längsschnitten (Fig. 27 u. 30) bei *Salmo* und *Esox*, dem peripheren Teil des Chordaepithels angelagert, ebenfalls unregelmäßig ver-

1) v. EBNER (1897) gibt in seiner Ausführung über die *Elastica interna* beim Hechte an, daß sie vertebral in eine lückenlose Membran übergeht.

laufende Fasern; es kommt also hier nicht mehr zur Ausbildung einer als Ganzes ablösbaren Membran. Bei *Clupea* ist eine solche vertebral nicht einmal mehr in Resten vorhanden.

Tangentialschnitte in der intervertebralen Region durch verschieden alte Stadien (Fig. 26 u. 28) ergeben, daß die *Elastica interna* bei jungen Tieren namentlich im Schwanze sehr fein bleibt, während sie bei den etwas größeren Exemplaren schon bei schwacher Vergrößerung zu erkennen ist, um schließlich bei noch älteren Tieren eine verhältnismäßig stattliche Entfaltung zu zeigen. Hand in Hand mit dem Dickerwerden der die Maschen bildenden Fasern geht, namentlich bei *Salmo* und *Esox*, auch eine starke Vergrößerung der Maschenräume. Diese Verhältnisse zeigen sich besonders deutlich an Sagittalschnitten. Auf diesen erscheint die Membran bei einem jungen Tiere (Fig. 29) als eine Aneinanderreihung ziemlich kurzer Fäserchen, die an ihrer Vereinigungsstelle verdickt erscheinen. Bei älteren Tieren (Fig. 32) sind die Fasern viel länger, d. h. sie vereinigen sich nicht in so kurzen Abständen. Bei *Clupea* sind die Maschenräume noch ziemlich klein (Fig. 34). In Übereinstimmung damit, daß die *interna* aus Längsfasern gebildet wird, stellt sie sich im Querschnitt (Fig. 33) als Nebeneinanderreihung von Punkten dar.

Das Chordaepithel ist intervertebral sowohl bei den jungen als auch bei den alten Tieren sehr gut ausgebildet. Die außer bei *Clupea* gegeneinander abgegrenzten Zellen stehen senkrecht zu den Chordascheiden. In die peripheren Teile desselben ragen, von der *Interna* ausgehend, öfters elastische Fasern herein, die zuweilen in Netzform angeordnet sind. In dem trichterförmigen Teile des Wirbelkörpers verlieren die Zellen ihre Membranen, und vertebral erkennt man nur noch hier und da schmale Kerne an Stelle eines Chordaepithels. Dieselben verschwinden dort bei *Clupea* vollständig.

Die Faserscheide wird schon in dem trichterförmigen Teile des Wirbelkörpers und namentlich vertebral sehr dünn, während sie intervertebral, vor allem bei alten Tieren, verhältnismäßig stark entwickelt ist. In den inneren Teilen derselben findet sich ein Netzwerk zirkulärgehender elastischer Fasern, die unter sich und mit der *Interna* öfters zusammenhängen (Fig. 29, 32, 33 u. 34). Man kann nicht selten beobachten, daß eine Faser eine quere Richtung annimmt und sich so bis in die peripheren Teile der Faserscheide hinzieht, ja zuweilen dann eine Verbindung mit der *externa* aufweist. Diese Fasernetze zeigen sich bei alten Tieren viel stärker ausgebildet als bei den jungen. Seitlich gehen dieselben noch etwas

in den trichterförmigen Teil des Wirbelkörpers hinein, um aber bald ganz zu verschwinden.

Die *Elastica externa* wird intervertebral sehr dick und buchtet sich glockenförmig in das perichordale Gewebe aus. Gegen die Faserscheide zu erscheint sie ausgezackt, während sie nach außen eine glatte Oberfläche besitzt. In dem trichterförmigen Teile der Wirbelkörper sowie in der Verbindungsöffnung des Doppelkegels wird sie sehr dünn und bei *Clupea* ganz reduziert.

### *Cyprinus carpio* L.

**Material.** Exemplare von 7 und 10 cm Länge.

Während bei den jungen Stadien an der Peripherie des Chordaepithels noch nichts von elastischen Elementen zu sehen ist, erkennt man dort bei älteren Tieren eine zierlich ausgebildete *Elastica interna*. Nur noch intervertebral vorhanden erscheint sie auf Tangentialschnitten als ein Netzwerk außerordentlich dünner Fäserchen mit kleinen polygonalen Maschen. Diesen Fäserchen liegen oft punktförmige Gebilde an; es ist bei der Feinheit der Membran oft schwer zu unterscheiden, ob dieselben wirklich durch Fäserchen verbunden sind oder ob sie nur eine Faseranordnung zeigen.

Auf Längsschnitten (Fig. 35) zeigt sich die Membran auch hier nur intervertebral ausgebildet und zwar als den peripheren Teilen des Chordaepithels angelagerte Linie, die genau intervertebral ihre größte Dicke erreicht. Daß man hier also nicht einmal die infolge der Fensterung der Membran hervorgerufenen Unterbrechungen dieser Linie, auch bei stärkerer Vergrößerung, erkennen kann, zeigt, wie außerordentlich klein diese Löcher sind.

Das Chordaepithel sowie die übrigen Scheiden sind ganz ähnlich ausgebildet wie bei *Clupea harengus*, nur daß sich in der Faserscheide höchst selten elastische Fasern finden.

### *Belone acus* RISSO.

**Material.** Exemplar von 32—36 cm Länge.

Die *Elastica interna* stellt sich hier auf Tangentialschnitten durch die intervertebrale Region als eine zierliche durchlöcherter elastische Membran dar. Die Löcher sind meist kreisrund und sehr klein. Ein medianer Längsschnitt zeigt uns dieselbe als der Peripherie des Chordaepithels anliegende Linie, die genau intervertebral am stärksten wird, während sie sich seitlich sehr dünn werdend

noch etwas in den trichterförmigen Teil der Wirbelkörper hereinzieht. Von Zeit zu Zeit weist diese Linie Verdickungen auf.

Schnitte durch verschiedene Regionen des Körpers zeigen, daß diese Membran erst im vorderen Rumpfe ganz regelmäßig vorkommt, während sie im Schwanz zuweilen in einem Wirbel fehlen kann, wenn dieselbe auch in einem vorhergehenden oder folgenden Wirbel vorhanden ist.

Das Chordaepithel und die übrigen Chordascheiden sind wieder ähnlich ausgebildet wie bei *Clupea harengus*. Es wäre nur noch zu erwähnen, daß außer den gewöhnlichen elastischen Fasern zuweilen mit Orcein bzw. mit Resorcin-Fuchsin verwachsen blau sich färbende Schollen anzutreffen sind, die ich bei den folgenden Arten noch näher beschreiben werde.

### *Barbus fluviatilis* AG.

Material. Exemplare von 25—27 cm Länge.

### *Pleuronectes platessa* L.

Material. Exemplare von  $2\frac{1}{2}$  cm und von 22 cm Länge.

### *Amiurus nebulosus* LSR.

Material. Ein Exemplar von 24 cm Länge.

Ein Tangentialschnitt durch den vorderen Rumpf des jungen Tieres von *Pleuronectes* zeigt, dem Chordaepithel aufliegend eine Aneinanderreihung von Pünktchen und kurzen Fäserchen, die, wie auf einem Medianschnitt (Fig. 36) zu sehen ist, nur intervertebral vorkommen.

Während bei diesen jungen Tieren also noch keine netzförmige *Elastica interna* ausgebildet ist, haben wir eine solche, aber nur intervertebral, bei den älteren Exemplaren von *Pleuronectes* sowie auch von *Barbus* und *Amiurus*. Dieselbe stellt sich auf einem Tangentialschnitt als aus kurzen rhombischen Maschen bestehend dar; während sie bei *Barbus* sehr leicht zu erkennen ist, wird sie bei den anderen Formen infolge ihrer Zartheit sehr undeutlich. Öfters sieht man hier den Fäserchen angelagerte mit Orcein gefärbte Körnchen.

Der Chordastrang färbt sich bei *Barbus* und *Amiurus* mit Eosin leuchtend rot, wir haben hier also eine ähnliche Erscheinung, wie dies KRAUSS (1908) bei den Amphibien beschreibt; von einer aus-

gesprochenen Acidophilie kann man hier allerdings nicht reden, da sich dieser Strang auch mit Elacinfarbstoffen stark tingiert.

Das Chordaepithel ist ebenfalls nur intervertebral vorhanden und zwar bei *Barbus* und *Pleuronectes* in sehr guter Ausbildung, während es bei *Amiurus* ziemlich dünn wird. Zellgrenzen lassen sich nicht erkennen. Vertebral kann man nur noch hier und da der Faserscheide sich anlegende langgestreckte Kerne als Reste eines Chordaepithels beobachten.

In der Faserscheide sieht man in der intervertebralen Region mit Ausnahme des jungen *Pleuronectes* eigentümliche Verhältnisse, die bei *Belone* schon erwähnt wurden. Ich habe zur Orientierung verschiedene Längsschnitte von *Pleuronectes* (Fig. 37) und *Barbus* (Fig. 38) sowie einen Tangentialschnitt von *Amiurus* (Fig. 39) gezeichnet. Bei Orcein- bzw. Resorcinfuchsinfärbung sehen wir dort unter Freilassung einer peripheren Zone die Ansammlung einer scheinbar homogenen sich verwachsen blau färbenden Masse. In dieser liegen zirkulärgehende elastische Fasern, die sich manchmal, namentlich bei *Barbus* und *Pleuronectes*, zu Netzwerken vereinigen. Mit der interna und unter sich sind sie oft verbunden durch quergehende Fasern. Ziemlich peripher trifft man zuweilen auch längsverlaufende Fäserchen an. Außer dieser Masse, die der Interna am nächsten ist, befinden sich in derselben mit Orcein und Eosin ebenfalls stark gefärbte dicke klumpenförmige, oft krümelig aussehende Gebilde. Dieselben werden durch Kalilauge ebensowenig verändert wie die homogene Masse.

Ein Studium der früheren Untersuchung über die elastischen Substanzen ergibt nun die interessante Tatsache, daß ähnliche Bildungen schon von verschiedenen Forschern namentlich in der Vagina bzw. in den Ovarien älterer Frauen sowie in der Gesichtshaut des Menschen gesehen wurden. Fast alle diese stimmen darin überein, daß es sich hier um Degenerationsprodukte elastischer Elemente handelt. Die Literatur gerade über diese Materie ist eine so große, daß ich es unterlassen muß, an dieser Stelle eine genaue Übersicht über dieselbe zu geben.<sup>1)</sup> Es soll deshalb genügen, wenn ich die Resultate wenigstens einiger Forscher anführe. Die erwähnten Bildungen werden mit verschiedenen Namen belegt. So

---

1) Eine solche findet sich in der Arbeit von SCHENK u. AUSTERLITZ (1903).

bezeichnet UNNA (1896) mit „Kollastin“ grobe gequollene homogene Massen und Körner, die sich tinktoriell verhalten wie Elastin.

SCHWARZ (1900) findet, statt sonst an der betreffenden Stelle (Wand von Blutgefäßen) vorhandener elastischer Fasern, Konglomerate stark gequollener homogener Schollen, welche sowohl die tinktoriellen Eigenschaften der elastischen Fasern aufweisen als auch ihre große Resistenz gegenüber chemischen Reagentien bewahren. Er bezeichnet dieselben als „Elasto-Hyalin“.

PICK (1900) ist der Ansicht, daß die Zerbröckelung und Verklumpung nicht auf einer hyalinen Degeneration oder auf einem Zusammenschnurren elastischer Fasern beruht, sondern „auf einer nicht nur numerischen, sondern direkt quantitativen appositionellen Zunahme der elastischen Substanz hinsichtlich jeder einzelnen Faser“.

WOLTKE (1900) findet bei der Untersuchung von Ovarien, infolge der hyalinen Degeneration von Gefäßwänden, homogene Massen, die sich durch die WEIGERT'sche Färbung als elastische Gewebe erweisen. Er beobachtet weiter, daß die Beschaffenheit der elastischen Fasern, welche bei Neugeborenen und jungen Mädchen zarte, feingewundene Fibrillen darstellen, sich mit zunehmendem Alter ändert. Nach dem 50. Lebensjahre werden sie krümelig, bröckelig und weisen höckerige Verdickungen, besonders an ihren Enden, auf; nach dem 70. Lebensjahre verschmelzen sie in Klumpen, deren Einzelelemente man nicht mehr unterscheiden kann.

Ebenso finden auch SCHENK u. AUSTERLITZ (1903), daß die elastischen Fasern der Scheide alter Individuen Veränderungen, besonders Verdickung und Zerbröckelung, aufweisen, während ihr Tinktionsvermögen unverändert bleibt.

Ganz ähnliche Erfahrungen wie diese letzteren machte ich ja auch. Während z. B. bei jungen Stadien von *Pleuronectes* deutlich Pünktchen und Fäserchen ausgebildet sind, ist an der betreffenden Stelle bei alten Tieren eine klumpige und oft bröckelige Masse zu sehen. In Übereinstimmung mit den meisten dieser Forscher muß ich annehmen, daß es sich bei den von mir gesehenen Bildungen auch um Degenerationsprodukte elastischen Gewebes handelt.

Die *Elastica externa* ist überall nur noch intervertebral ausgebildet und wird auch dort, namentlich bei *Aminurus*, sehr dünn.

### *Gadus minutus* L.

Material. Ein Exemplar von 15 cm und ein solches von 20 cm Länge.

*Gadus morrhua* L.

Material. 23 cm langes Tier.

*Motella communis* Cuv.

Material. Exemplar von 17—27 cm Länge.

Bei *Gadus minutus* bzw. *morrhua* ist selbst intervertebral schwer zu sehen, ob die *Elastica interna* wirklich immer als Netzwerk von Fäserchen vorhanden ist, da dieselbe hier außerordentlich dünn wird. Bei *G. minutus* ist sie im Schwanz überhaupt noch nicht anzutreffen, während sie in den Rumpfwirbeln meist ziemlich regelmäßig erscheint. Dagegen ist sie bei *Motella* verhältnismäßig gut entwickelt. Sie stellt sich dort auf Tangentialschnitten, nur intervertebral vorkommend, als ein Maschenwerk polygonal angeordneter Fasern dar. Die Maschenräume sind sehr klein. Auf Sagittalschnitten (Fig. 40) sehen wir sie als ziemlich einheitliche Linie, die von Strecke zu Strecke verdickt ist. Seitlich reicht sie noch etwas in die trichterförmige Erweiterung des Wirbelkörpers hinein, wird aber außerordentlich dünn. Das Chordaepithel ist intervertebral überall gut entwickelt, jedoch ohne Abgrenzung der Zellen. Gegen die Spitze des Doppelkegels ist es kaum mehr als solches zu erkennen.

In der selbst intervertebral verhältnismäßig schwach ausgebildeten Faserscheide kann man bei *Gadus minutus* manchmal zirkulärgehende elastische Elemente erkennen, die bei *Gadus morrhua* bzw. *Motella* ziemlich häufig werden und bei der letzteren Form sich oft zu Netzwerken vereinigen können.

Bei *Motella* finden sich an dieser Stelle in manchen Wirbeln jene mit Orcein sich verwaschen blau färbenden Massen, die sich ähnlich darstellen wie bei den oben besprochenen Formen.

Auch die Verhältnisse der Externa sind ähnlich wie dort, so daß ich hier auf eine Beschreibung verzichten kann.

*Mullus barbatus* L.

Material. Exemplar von 14—15 cm Länge.

*Mullus surmuletus* L.

Material. Exemplar von 16—19 cm Länge.



*Labrus festivus* RISSO und*Labrus turdus* BL.

Material. Exemplare von 20—27 cm Länge.

*Crenilabrus pavo* BRÜNN.

Material. Exemplare von 23—24 cm Länge.

*Scomber scombrus* L.

Material. Exemplare von 26—30 cm Länge.

*Scorpaena porcus* L.

Material. Exemplare von 15—16 cm Länge.

*Trigla corax* L.

Material. Exemplare von 26—28 cm Länge.

*Gobius capito* CUV.

Material. Exemplare von 16—20 cm Länge.

*Blennius gattorugine* WILL.

Material. Exemplare von 13—15 cm Länge.

Medianschnitte durch die Chorda verschiedener oben genannter Arten (Fig. 41, 42, 43, 45) lassen erkennen, daß die *Elastica interna* in Übereinstimmung mit den Verhältnissen der meisten bisher besprochenen Formen nur intervertebral vorkommt und auch dort, namentlich bei *Crenilabrus*, äußerst dünn wird. Öfters gehen von ihr aus Fäserchen in das Chordaepithel hinein. Seitlich reicht sie noch etwas in die trichterförmige Erweiterung des Wirbelkörpers hinein (am weitesten bei *Trigla*), wird aber auch dort sehr zart.

Auf Tangentialschnitten stellt sie sich dar als ein Maschenwerk polygonal angeordneter Fasern. Die Maschenräume sind im allgemeinen äußerst klein. Bei *Gobius* (Fig. 44) und bei *Blennius* kann man in einem gröberen Netzwerk meist längsgehender Fasern noch ein zierlicheres erkennen, dessen Fasern regellos angeordnet sind. Den einzelnen Fäserchen angelagert entdeckt man öfters körnige Bildungen.

Das Chordaepithel ist wie bei den früher geschilderten Teleosteerarten intervertebral, entsprechend der schwachen oder starken Ausbildung der Chordascheiben, schwächer oder stärker entwickelt. Die Zellen sind nicht gegeneinander abgegrenzt. In der trichterförmigen Erweiterung des Wirbelkörpers kann man, der Faserscheide anliegend, nur hier und da einzelne plattgedrückte Kerne erkennen, die vertebral meist auch noch verschwinden.

In der Faserscheide findet sich intervertebral der Interna meist genähert elastisches Material. Dieses zeigt sich bei den Labriden sowie bei *Scomber* und *Scorpaena* (Fig. 41) in Form von meist zirkulärgehenden kurzen spindelförmigen Fäserchen, die oft noch einen Zusammenhang mit der Interna zeigen. Bei den genannten Formen namentlich bei den Labriden und bei *Scomber* sowie auch bei *Blennius* (Fig. 45 *e. d*) kann man zuweilen jene schon öfters erwähnten schollenförmigen Gebilde als Degenerationsprodukte elastischer Fasern erkennen.

Zeigte nun schon *Scomber* manchmal eine netzförmige Anordnung der Zirkulärfäserchen, so ist eine solche bei den Mulliden, namentlich aber bei *Trigla* und *Gobius* in mächtiger Entfaltung vorhanden. Medianschnitte (Fig. 42 u. 43) durch die Chorda dieser Formen zeigen, daß ein äußerst dichtes Maschenwerk solcher Fasern den inneren Teil der intervertebralen Faserscheide erfüllen. Diese sind, wie wir dies auch bei anderen Teleosteen schon gesehen haben, sowohl unter sich als auch mit der Interna durch mehr oder weniger deutlich quergehende Fasern verbunden. Oft kann man die Netze, vor allem bei *Gobius*, bis in die Mitte der Faserscheide hinein beobachten, wo dann der Zusammenhang der einzelnen Fasern etwas gelockert erscheint. Gegen die trichterförmige Erweiterung des Wirbelkörpers finden sich diese Elemente in geringer Ansammlung, fast soweit die Interna reicht.

Auch in den äußeren Teilen der Faserscheide kann man bei allen diesen Formen dicke spindelförmige elastische Gebilde entdecken, die oft noch den Zusammenhang mit der Externa erkennen lassen. Dieselben werden am häufigsten bei *Scorpaena*.

Die *Elastica externa* ist intervertebral sehr dick, nach der Faserscheide zu uneben und nach außen glatt. In der trichterförmigen Erweiterung des Wirbelkörpers sowie vertebral wird sie öfters unterbrochen. Sie ist aber durch den ganzen Wirbel hindurch erhalten.

*Serranus hemiasiatricus* R.

Material. Exemplar von  $14\frac{1}{2}$  cm Länge.

*Sargus rondeleti* C. V.

Material. Exemplare von 25 und 26 cm Länge.

Bei diesen Formen ist weder intervertebral noch vertebral eine *Elastica interna* vorhanden, während in der trichterförmigen Erweiterung des Wirbelkörpers noch häufig Reste einer solchen in Form von in Netzen angeordneten Längsfasern zu sehen sind. Meist werden dann die Maschenräume dieser Netze sehr klein.

Das Chordaepithel ist selbst intervertebral auffallend schwach entwickelt und setzt sich so in gleichmäßiger Stärke in die trichterförmige Erweiterung des Wirbelkörpers fort, bis es vertebral verschwindet. Die intervertebral gut ausgebildete Faserscheide verjüngt sich erst genau vertebral sehr stark. In derselben, meist ziemlich tief hereingehend, kann man sowohl intervertebral als auch in der trichterförmigen Erweiterung des Wirbelkörpers längs- bzw. zirkulärgehende elastische Fasern erkennen.

Die *Elastica externa* ist ähnlich wie bei den oben beschriebenen Formen ausgebildet.

*Gasterosteus aculeatus* Cuv.

Material. Exemplare von 3 und  $5\frac{1}{2}$  cm Länge.

*Hippocampus brevirostris* Cuv.

Material. Exemplare von 8—10 cm Länge.

Während bei den 3 cm langen Tieren von *Gasterosteus* von einer *Elastica interna* noch nichts zu sehen ist, finden sich bei den  $5\frac{1}{2}$  cm langen Exemplaren sowie auch bei *Hippocampus* (äußerst selten), dem Chordaepithel angelagert und nur intervertebral ausgebildet (Fig. 46), punktförmige Bildungen, die zuweilen auch als kurze Fäserchen erscheinen.

Das Chordaepithel sowie die übrigen Chordascheiden sind in ähnlicher Ausbildung vorhanden wie bei den Formen der vorletzten Gruppe, nur daß die *Elastica externa* hier vertebral vollständig verschwindet.

Als Nachtrag will ich noch kurz die Verhältnisse bei den Amphibien an einer anuren bzw. einer urodelen Amphibienlarve schildern.

*Pelobates fuscus* LAUR.*Amblystoma mexicanum* COPE.

Den peripheren Teilen des Chordaepithels aufliegend sehen wir auf einem Medianschnitt (Fig. 47) eine Aneinanderreihung punktförmiger Gebilde, die bei *Amblystoma* ziemlich selten und meist größer sind als bei *Pelobates*. Sie färben sich außerordentlich stark mit Orcein und Resorcin-Fuchsin. Ein Kalilaugeversuch kann leider nicht ausgeführt werden, da die Gebilde ungefärbt wegen ihrer Kleinheit nicht zu sehen sind. Der ganzen Konfiguration nach handelt es sich hier unzweifelhaft um jene Körnchen, die wir bei den Teleosteen öfters antrafen und die dort bei älteren Tieren zu elastischen Fasern zusammenfließen. Da ich hier ältere Tiere nicht untersuchte, so kann ich nicht angeben, ob ein ähnlicher Vorgang stattfindet.

Das Chordaepithel ist in dünner Lage vorhanden, und es sind die einzelnen Zellen anscheinend gegeneinander abgegrenzt.

Die Faserscheide besteht aus einem Faserwerk sich rechtwinklig kreuzender Fibrillen.

Die *Elastica externa* ist gut ausgebildet als gefensterte Membran. Der Faserscheide zu liegen ihr jene punktförmigen Gebilde an, die wir schon oben dem Chordaepithel angelagert beschrieben haben. Es scheint, als ob dieselben die Faserscheide durchwandern und sich dann der *Externa* anschmiegen bzw. mit ihr verschmelzen. Bei dieser Annahme müßte man allerdings manchmal inmitten der Faserscheide jene Körnchen antreffen. Wenn ich auch solche dort nicht entdecken konnte, so sah ich sie doch öfters in den innersten Teilen der Faserscheide, ein wenig getrennt von der Peripherie des Chordaepithels.

**Entstehung der *Elastica interna*.**

Um zu dieser Frage Stellung nehmen zu können, ist es notwendig, sich zuerst über die Bildung der elastischen Fasern im allgemeinen zu orientieren. Nun ist aber die Literatur über diese Materie so ausgedehnt, daß ich an dieser Stelle nur die Hauptansichten anführen kann.

Nach den Untersuchungen verschiedener Forscher, so von KÖLLIKER (1889), KATZURADA (1902), MELNIKOW (1900), FUSS (1906) usw., entstehen die elastischen Fasern aus Bindegewebsfibrillen, und

zwar so, daß „in einer dieser Fibrillen in ihrer ganzen Länge ein axialer Strang von Elastin auftritt, der schliesslich den ganzen Umfang der Fibrille einnimmt“ (FUSS, 1906, p. 23).

HERTWIG (1873), SCHIFFMANN (1903) u. A. nehmen an, daß das Protoplasma der Zellen die elastische Substanz gleich als solche bilde.

Die meisten anderen Forscher, so DEUTSCHMANN (1873), PANSINI (1887), SPULER (1895), RETTERER (1898), GARDNER (1898), IWANOFF (1902), MINERVINI (1904), MOTOKICHI (1905) und viele andere sind der Ansicht, daß der Bildung der elastischen Fasern ein Körnchenstadium vorangeht; diese Körnchen entstehen im Plasma von Zellen, reihen sich dann perlschnurartig aneinander und konfluieren so allmählich zu einer elastischen Faser. Diese ist nach GARDNER zuerst unverzweigt, zerfällt aber später pinselartig.

LOISEL (1897) faßt die Bildung von Elastin als einen Degenerationsprozeß der Zellen auf. Anfangs nimmt er eine Entstehung der elastischen Fasern durch Körnchenbildung an; später soll das Wachstum dieser durch Umwandlung der Bindegewebsfibrillen geschehen.

Diese Angaben lassen erkennen, wie schwer es ist, eindeutig und unzweifelhaft das Entstehen elastischer Fasern festzustellen. Auch ich konnte zu keiner sicheren Entscheidung kommen. Wir haben zwar bei der Beschreibung der Chordaverhältnisse bei den einzelnen Arten gesehen, daß das Chordaepithel ziemlich sicher in Beziehung stehen muß zu den Chordascheiden, speziell auch zu der *Elastica interna*; denn überall, wo diese gut ausgebildet war, hatten wir auch eine starke Entwicklung der Scheiden. Weiter konnten wir in den allermeisten Fällen in den peripheren Teilen der Chordaepithelzellen eine Anhäufung elastischer Gebilde in Form von Pünktchen und Körnchen entdecken. Dieselben waren namentlich da in großer Menge vorhanden, wo die *Elastica interna* sich stark entfaltet zeigte. Bei den Acipenseriden z. B. konnten wir sogar deutlich erkennen, daß diese Körnchen sich zu Fasern zusammenordnen, so daß man dort die celluläre Entstehung der elastischen Fasern annehmen möchte. Bestärkt wird diese Ansicht namentlich durch Folgendes. Während nämlich bei jungen Exemplaren von *Pleuronectes platessa* dem Chordaepithel angelagert nur Körnchen liegen, sehen wir bei den älteren Tieren an derselben Stelle die Ausbildung der netzförmigen *Elastica interna*. Ähnliche Körnerbildungen haben wir auch bei *Gasterosteus* und *Hippocampus* sowie bei den Amphibienlarven, wo diese Gebilde sozusagen als Vorstadien der Bildung einer

Elastica interna anzusehen wären. Damit in Übereinstimmung ist fast überall die Interna dem Chordaepithel zu uneben bis ausgezackt, während sie gegen die Faserscheide meist ziemlich glatt erscheint.

Von der Interna aus verlaufen namentlich bei Ganoiden und Teleosteen elastische Elemente in die Faserscheide hinein. Diese liegen sehr oft auch inmitten derselben ohne jeden Zusammenhang mit irgendwelchen anderen elastischen Elementen (*Petromyzon*, *Serranus* usw.). Man glaubt sogar manchmal deutlich zu sehen, daß ein Teil einer solchen Faser elastisch gefärbt ist, während der andere Teil schon eine Bindegewebsfibrille darstellt. Es ist in diesem Falle nun schwer zu entscheiden, ob sich hier Fasern der Faserscheide in elastische umwandeln und sich dann an der Peripherie des Chordaepithels zur Interna verdichten oder ob diese Fasern von den Zellen des Chordaepithels gebildet und dann in die Faserscheide herein verlagert werden, um dann dort allmählich in Bindegewebsfibrillen überzugehen. Das Bild, das die Fig. 35 von *Cyprinus* gibt, würde ja für die letztere Ansicht sprechen. Man sieht nämlich dort deutlich, wie eine Faser sich von der *Elastica interna* sozusagen absplittert, um nun ziemlich tief in die Faserscheide hineinzulaufen, und es wäre nun zu denken, daß sie aus dieser mehr oder weniger queren Richtung allmählich in eine zirkuläre entsprechend dem Faserverlauf der Faserscheide übergehe, um dann zu einer Bindegewebsfibrille zu werden. Diese Beobachtungen glaubt man tatsächlich bei den Formen zu machen, wo elastische Fasernetze in der Faserscheide vorkommen.

Die angeführten Tatsachen unterstützen also sehr die Angaben derjenigen Forscher, die eine celluläre Entstehung der elastischen Fasern annehmen. Und ich möchte glauben, daß durch das Studium der Entstehung der *Elastica interna* an der Hand eines lückenlosen Materials verschiedener Entwicklungsstadien irgendeines Fisches eine Förderung dieser Frage herbeigeführt werden kann.

### Schlußbetrachtungen.

In Vorliegendem haben wir also die so viel bestrittene *Elastica interna* als einen fast stets vorhandenen Bestandteil der Chordascheiden der Cyclostomen und Fische kennen gelernt. Sie zeigt sich gewöhnlich als gefensterte Membran mit vorwiegend längsgestellten Maschen; in den Maschenräumen findet sich meist noch ein Netzwerk dünnerer und unregelmäßig verlaufender Fasern.

Abweichungen von diesem Bauplan treten nicht nur zwischen

den einzelnen Klassen, sondern auch zwischen den einzelnen Familien und Arten auf, so daß wir es also bei Festhaltung des Grundplanes mit zahlreichen Verschiedenheiten im einzelnen zu tun haben.

Bei den Cyclostomen ist noch keine zusammenhängende und als Ganzes ablösbare *Elastica interna* vorhanden; jedoch deutet die zuweilen vorhandene Vereinigung einzelner Fäserchen die Bildung einer solchen Membran an.

Die höchste Ausbildung erreicht die *Elastica interna* in der intervertebralen Region hauptsächlich bei den Selachiern; nicht nur, daß sie hier am dicksten wird (bis zu  $7\ \mu$ ), auch in ihrem Bau zeigt sie die größte Mannigfaltigkeit. An den Stellen, wo die Chorda verengt wird, also vertebral, bemerkt man meist schon die Anzeichen beginnenden Schwundes, der bei den Rajiden (*Torpedo*) auch auf die trichterförmige Erweiterung der Wirbelkörper bzw. auf die intervertebrale Region übergreifen kann.

Bei den Acipenseriden und den Teleosteen stimmt dieselbe am meisten mit dem oben geschilderten Bauplan überein. Sie wird gewöhnlich sehr zart. Bei den Acipenseriden erhält sie sich durch die ganze Wirbelsäule hindurch, bei den Teleosteen dagegen meist nur noch intervertebral, während sie in dem trichterförmigen Teile des Wirbelkörpers bzw. vertebral fast immer vollständig reduziert wird.

Wir haben weiter gesehen, daß in der Faserscheide sowohl in der Nähe der *Elastica interna* als auch der *externa* öfters Elemente elastischer Natur vorkommen. Bei den Cyclostomen bzw. bei den Selachiern sowie einigen Teleosteen nur hier und da in Form von kurzen Fäserchen oder spindelförmigen Bälkchen anzutreffen, haben wir bei den Ganoiden bzw. bei den meisten Teleosteen, hier allerdings nur intervertebral, eine weitere Differenzierung insofern, als sich diese meist zirkulärgehenden Fäserchen oft zu Netzwerken vereinigen, die untereinander und mit der *Elastica interna* durch quergehende Fasern verbunden sind. Am ausgeprägtesten sind diese Verhältnisse bei den Teleosteen, und hier kommt noch weiter hinzu, daß die elastischen Fasern oft degenerieren und dann zu Schollen zusammenfließen.

In der Faserscheide der Acipenseriden finden sich bei alten Exemplaren auch zellige Elemente. Dadurch kommen Verhältnisse zum Ausdruck, wie sie ganz allgemein den Haien zukommen.

Wir haben angedeutet, daß die *Elastica interna*, ebenso wie die *externa*, wahrscheinlich direkt von dem Chordaepithel gebildet

wird, so daß es sich also nicht um eine „Differenzierung der Faserscheide“ (SCHAUINSLAND) handelt. Zwar ist die Interna in ihrer Bedeutung nicht auf eine Stufe zu stellen mit der Externa, weil letztere ganz allgemein vorkommt, während die Interna in manchen Fällen kaum angedeutet ist. Gemäß der stärkeren Verkalkung bzw. Verknöcherung wird die Interna zarter gebildet, was meist zu einer Reduktion in der vertebralen Region und oft sogar zu einem Schwund im ganzen Wirbelkörper führen kann.

### Literaturverzeichnis.

Die Literatur über den behandelten Gegenstand ist fast vollständig bei H. SCHAUINSLAND, 1901, in: O. HERTWIG's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, Vol. 3 (p. 339) angeführt. Ich gebe in Nachstehendem nur die im Texte zitierten Schriften an, welche bei SCHAUINSLAND fehlen.

- BRUNO, A., 1912, Ueber die evolutiven und involutiven Vorgänge der Chorda dorsalis und der Wirbelsäule mit bes. Berücksichtigung der Amnioten, in: Anat. Hefte, Vol. 45, p. 309—467.
- DEUTSCHMANN, 1873, Ueber die Entwicklung der elastischen Fasern im Netzknochen, in: Arch. Anat. Physiol.
- FISCHER, W., 1902, Ueber Chemismus und Technik der WEIGERT'schen Elastinfärbung, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 170.
- FUSS, S., 1906, Die Bildung der elastischen Faser, *ibid.*, Vol. 185 (18. Folge, Vol. 5), p. 1—29.
- GARDNER, 1898, Zur Frage über die Histogenese und den Bau des elastischen Gewebes, Dissert., Moskau.
- GEORGI, W., 1911, Zur Genese des Chordaepithels, in: Anat. Anz., Vol. 38, p. 176.
- HANSEN, F., 1898, Ueber Bildung und Rückbildung der elastischen Fasern, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 137, p. 25—50.
- HENNEGUY, L. F., 1907, Histogenèse de la corde dorsale, in: CR. Mém. Soc. Biol. (Soixante s. de la Coll.), p. 510—512.
- HERTWIG, O., 1873, Ueber die Entwicklung und den Bau des elastischen Gewebes im Netzknochen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 9, p. 80—98.
- IWANOFF, N., 1902, Ueber das elastische Gewebe des Uterus während der Gravidität, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 169.



- KATZURADA, 1902, Zur Kenntnis der regressiven Veränderungen der elastischen Fasern der Haut, in: *Beitr. pathol. Anat.*, Vol. 31, p. 296 bis 310.
- KEIGI, S., 1902, Ueber Zerstörung und Neubildung des elastischen Gewebes in der Lunge bei verschiedenen Erkrankungen, in: *Arch. pathol. Anat.*, Vol. 169, p. 263—278.
- KRAUSS, FR., 1908, Ueber die Genese des Chordaknorpels der Urodelen und über die Natur des Chordagewebes, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 73, p. 69—116.
- LOISEL, 1897, Formation et évolution des éléments du tissu élastique, in: *Journ. Anat.*, Vol. 33.
- MELNIKOW, R., 1900, Histologische Untersuchungen über das elastische Gewebe in normalen und pathologisch veränderten Organen, in: *Beitr. pathol. Anat.*, Vol. 26.
- MINERVINI, 1904, Ueber die Ausbildung der Narbe, *ibid.*, Vol. 175, p. 238.
- MOTOKICHI, N., 1905, Ueber die Entwicklung der elastischen Fasern im Organismus und ihre Beziehungen zu der Gewebsfunktion, in: *Arch. pathol. Anat.*, Vol. 162, p. 153—166.
- PANSINI, 1887, Sulla genesi delle fibre elastiche, in: *Progresso medico*.  
—, 1891, Sulla costituzione della cartilagine e sulla origine delle fibre elastiche nella cartilagine reticolata ed elastica, in: *Giorn. Assoc. Natural. Med.*
- PICK, L., 1900, Ueber das elastische Gewebe in der normalen und pathologisch veränderten Gebärmutter, in: *Samml. klin. Vorträge*, Nr. 282.
- RETTERER, 1898, Développement et structure du tissu élastique, in: *CR. Acad. Sc. (Paris)*.
- RABL, C., 1892, Theorie des Mesoderms (Fortsetzung), in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 19.
- ROTH, W., 1911, Beiträge zur Kenntnis der Strukturverhältnisse des Selachierknorpels, *ibid.*, Vol. 42, p. 485—555.
- SAVINI, E. u. TH. SAVINI-CASTANO, 1909, Zur Technik der Elastica- und Bindegewebsfärbung, in: *Ztschr. wiss. Mikrosk.*, Vol. 26.
- SCHAEFFER, J., 1897, Diskussion über KLAATSCH's Arbeit: Ueber die Chorda usw., in: *Verh. anat. Ges. (Gent)*, p. 91.  
—, 1910, Ueber das Verhältnis des Chordagewebes zum Knorpelgewebe, in: *Anat. Anz.*, Vol. 37, p. 231.
- SCHAUNSLAND, H., 1906, Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein, in: O. HERTWIG's *Handb. vergl. exp. Entw.-Lehre*, Vol. 3, p. 339.
- SCHENK, FERD. u. L. AUSTERLITZ, 1903, Weitere Untersuchungen über das elastische Gewebe der weiblichen Genitalorgane, in: *Ztschr. Heilkunde*, p. 126—142.
- SCHIFFMANN, JOSEF, 1903, Die Histogenese der elastischen Fasern bei der Organisation des Aleuronatexsudats, in: *Ctrbl. allg. Pathol.*, Vol. 14, p. 833.

- SCHWARZ, H., 1900, Ueber die Veränderungen des elast. Gewebes der Blutgefäße des Uterus. Beiträge zur Pathologie der Blutgefäße, in: CR. Soc. Biol.
- SPULER, 1895, Ueber Bau und Entwicklung des elastischen Knorpels, Dissert.
- STUDNICKA, F. K., 1879, Ueber das Gewebe der Chorda dorsalis und den sog. Chordaknorpel, in: SB. böhm. Ges. Wiss., math. nat. Klasse, p. 47—71.
- , 1903, Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Verknorpelungs- und Chordagewebe, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Hft. 67 (Vol. 21, Hft. 2), p. 283.
- , 1909, Die Natur des Chordagewebes, in: Anat. Anz., Vol. 34, p. 81 bis 91 und 580.
- THOMÉ, 1902, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Lymphknoten, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 30.
- UNNA, Elacin, 1896, Arbeiten aus UNNA's Klinik für Hautkrankheiten in Hamburg, 1890, UNNA, in: Deutsch. Med. Ztschr.
- USSOW, S., 1900, Zur Anatomie und Entwicklung der Teleosteer, in: Bull. Soc. Natural. Moscou. (N. S.), Vol. 14.
- VIRCHOW, H., 1889, Die elastischen Fasern und deren Veränderungen, in: Arch. Anat. Physiol.
- WEIGERT, C., 1899, Färbung elastischer Fasern, in: Ctrbl. allg. Pathol., Vol. 9.
- WIEDERSHEIM, R., 1898, Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
- WOLTKE, 1900, Histologische Untersuchungen des elastischen Gewebes im Uterus und in den Eierstöcken, in: Medicinskoje Obosrenye.
- ZIMMERMANN, A., 1909, Zur Kenntnis des elastischen Gewebes bei den niederen Wirbeltieren, Dissert., Tübingen.
- ZYKOFF, W., 1893, Ueber das Verhältnis des Knorpels der Chorda bei Siredon pisciformis, in: Bull. Soc. Natural. Moscou.
-

### Erklärung der Abbildungen.

---

*ch. ep* Chordaepithel

*ch. v* Chordavacuolen

*e* elastische Fasern in der Faserscheide

*c. 1* diese Fasern sind zu Netzwerken vereinigt

*c. 2* körnchenförmige Anhäufung elastischer Substanz

*e. d* degeneriertes elastisches Gewebe

*e. e.* *Elastica externa*

*e. e. 1* intervertebrale Verdickung der *Elastica externa*

*c. i* *Elastica interna*

*f* Chordastrang

*f. s* Faserscheide

*k<sub>1</sub>* zellenloser Knochen

*o. b* oberer Bogen

Wenn nichts Besonderes angegeben, so sind die Abbildungen mit Ölimmersion  $\frac{1}{12}$  und Ok. 1 von LEITZ sowie mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparats ausgeführt.

Bezeichnungen: H. R. = hinterer Rumpf

M. R. = mittlerer Rumpf

V. R. = vorderer Rumpf

H. Schw. = hinterer Schwanz

M. Schw. = mittlerer Schwanz

V. Schw. = vorderer Schwanz

#### • Tafel 13.

Fig. 1. *Petromyzon fluviatilis*, erwachsen. Querschnitt durch die Chorda. V. R.

Fig. 2. Dasselbe Tier. Längsschnitt durch die Chorda.

Fig. 3. Dasselbe Tier. Tangentialer Längsschnitt durch die Chorda.

Fig. 4. *Laemargus borealis*, erwachsen. Flächenbild der isolierten *Elastica interna*. V. R.

Fig. 5. Dasselbe Tier. *Elastica interna* bei schwächerer Vergrößerung. Ok. 1, Obj. 3.

Fig. 6. Dasselbe Tier. Intervertebraler Querschnitt durch die Chorda.

Fig. 7. *Chlamydoselachus anguineus*, großes Exemplar. Querschnitt durch die Chorda. V. R.

Fig. 8. *Heptanchus cinereus*. Exemplar von 1 m. Intervertebraler Querschnitt durch die Chorda. H. R.

Fig. 9. *Spinax niger*, reifer Embryo. Flächenbild der isolierten *Elastica interna*. V. R.

#### Tafel 14.

Fig. 10. Dasselbe Tier. Intervertebraler Querschnitt durch die Chorda.

Fig. 11. *Squatina angelus*, Embryo von 23 cm. Flächenbild der isolierten *Elastica interna*. V. Schw.

Fig. 12. Dasselbe Tier. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda.

Fig. 13. *Mustelus laevis*. Exemplar von 80—90 cm. Flächenbild der isolierten *Elastica interna*. H. R.

Fig. 14. Dasselbe Tier. Eine besonders stark verdickte Stelle der Vereinigung zweier grober Fasern.

Fig. 15. *Lamna cornubica*, erwachsen. Flächenbild der isolierten *Elastica interna*. V. R.

Fig. 16. Dasselbe Tier. Intervertebraler Querschnitt durch die Chorda.

Fig. 17. *Chimaera monstrosa*, erwachsen. Querschnitt durch die Chorda. M. R. Nach einem mit Orcein und einem mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Präparat. Kombiniert.

Fig. 18. *Raja clavata*, Exemplar von 25 cm. Flächenbild der isolierten *Elastica interna*. M. R.

Fig. 19. *Raja punctata*. älteres Tier. Vertebraler Medianschnitt durch die Chorda. V. Schw. Ok. 1, Obj. 3.

Besondere Bezeichnungen: *a.* Z Außenzone

*i.* Z Innenzone

*m.* Z Mittelzone

*ch. k* Chordaknorpel

#### Tafel 15.

Fig. 20. Dasselbe Tier, ein Stück des Chordaknorpels stärker vergrößert. Ok. 1, Imm.  $\frac{1}{12}$ .

Fig. 21. *Acipenser ruthenus*. Exemplar von 40 cm. Tangentialer Längsschnitt durch die Chorda. H. R.

Fig. 22. Dasselbe Tier. Querschnitt durch die Chorda.

Fig. 23. Dasselbe. Exemplar von 15 cm. Querschnitt durch die Chorda. V. R.

Fig. 24. Dasselbe. Exemplar von 60 cm. Querschnitt durch die Chorda. V. R.

Fig. 25. *Acipenser huso*. Exemplar von 360 cm. Sagittalschnitt durch die Chorda.

#### Tafel 16.

Fig. 26. *Salmo fario*. Exemplar von  $7\frac{1}{2}$  cm. Intervertebraler tangentialer Längsschnitt durch die Chorda. V. R.

Fig. 27. Dasselbe Tier. Vertebraler Medianschnitt durch die Chorda.

Fig. 28. *Esox lucius*. Exemplar von  $5\frac{1}{2}$  cm. Intervertebraler tangentialer Längsschnitt durch die Chorda. V. R.

Fig. 29. Dasselbe Tier. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda.

Besondere Bezeichnungen: *a. p.* äußeres Periost

*i. p.* inneres Periost

*i. p. l.* Ligamentum periostale internum  
(nach v. EBNER).

Fig. 30. Dasselbe Tier. Vertebraler tangentialer Längsschnitt durch die Chorda.

Fig. 31. Dasselbe Tier. Medianschnitt durch die Chorda. Übersichtsbild (Ok. 1, Obj. 3), Bezeichnung wie in Fig. 29.

Fig. 32. *Esox lucius*. Exemplar von 22 cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda.

#### Tafel 17.

Fig. 33. *Esox lucius*. Exemplar von  $45\frac{1}{2}$  cm. Intervertebraler Querschnitt durch die Chorda. V. Schw.

Fig. 34. *Clupea harengus*. Exemplar von  $24\frac{1}{2}$  cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda.

Fig. 35. *Cyprinus carpio*. Exemplar von 10 cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda. H. R.

Fig. 36. *Pleuronectes platessa*. Exemplar von  $2\frac{1}{2}$  cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda. M. R.

Fig. 37. Dasselbe Tier. Exemplar von 22 cm. Intervertebraler Medianschnitt der Chorda. M. R.

Fig. 38. *Barbus fluviatilis*. Exemplar von 27 cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda. V. R.

Fig. 39. *Aminurus nebulosus*. Exemplar von 30 cm. Intervertebraler tangentialer Längsschnitt durch die Chorda. V. R.

## Tafel 18.

Fig. 40. *Motella communis*. Exemplar von 17 cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda. M. R.

Fig. 41. *Scorpaena porcus*. Exemplar von 16 cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda. M. R.

Fig. 42. *Trigla corax*. Exemplar von 27 cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda. M. R.

Fig. 43. *Gobius capito*. Exemplar von 20 cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda. M. R.

Fig. 44. Dasselbe Tier. Tangentialer Längsschnitt durch die Chorda.

Fig. 47. *Pelobates fuscus*, Larve. Medianschnitt durch die Chorda. V. Schw. (*p. u.* punktförmige Bildungen).

## Tafel 19.

Fig. 45. *Blennius gattorugine*. Exemplar von 14 cm. Intervertebraler Medianschnitt durch die Chorda. M. R.

Fig. 46. *Gasterosteus aculeatus*. Exemplar von  $5\frac{1}{2}$  cm. Intervertebraler Längsschnitt durch die Chorda. V. R.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Zur Kenntnis des Pectens im Vogelauge.

Von

**Ebba von Husen** (Reval).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel 20—23.

---

## Einleitung.

Trotz vielfacher Untersuchung ist über den histologischen Bau und die physiologische Bedeutung des Pectens im Vogelauge noch keine Klarheit erzielt. Die Literatur ist in neuerer Zeit (VIRCHOW, PARREIDT, FRANZ, BERND u. A.) mehrfach zusammengestellt und besprochen worden, so daß ich von einem eingehenden geschichtlichen Überblick absehen darf. Ich hebe nur kurz die verschiedenen Ansichten über den histologischen Bau des Pectens hervor.

Die meisten Forscher sind der Ansicht, daß der Pecten aus Bindegewebe bestehe, also mesodermaler Herkunft sei. Entwicklungsgeschichtlich wird er bald mit der Chorioidea, bald mit der Scheide des Sehnerven in Zusammenhang gebracht. Erst PARREIDT<sup>1)</sup> und BERND<sup>1)</sup> weisen nach, daß der Pecten sich im Zusammenhang mit der Retina entwickelt und somit ectodermaler Herkunft ist. — Im histologischen Bau des ausgebildeten Pectens wird von allen Autoren der große Reichtum an Blutgefäßen hervorgehoben. Die Angaben über die Struktur des sie zusammenhaltenden Zwischengewebes sind jedoch durchweg unklar. Es ist das bei seiner reichen Pigmentführung leicht zu verstehen, da die Pigmentkörner die Zellstruktur meist

---

1) s. unten den Abschnitt über die embryonale Entwicklung.

verdecken. Das Zwischengewebe wird daher bald als pigmentführende „farblose Gallertmasse“ (MICHALCOVICS), bald als „homogene pigmenthaltige Haut“ (DENISENKO), als homogene Grundsubstanz etc. angesehen. Manche Autoren finden Zellkerne darin und erschließen daraus eine zellige Struktur, ohne Zellgrenzen nachweisen zu können; andere (DUVAL u. RÉAL Y BEIRO, KESSLER) sehen deutlich begrenzte, mesodermale Pigmentzellen. Nach LEYDIG hat der Fächer den Bau der Processus ciliares, nach PETIT wird er von einer Membran aus parallel laufenden Fasern gebildet, die sich von der Basis zur Spitze ziehen. Endlich geben die meisten Autoren noch eine Grenzhaut an, eine „strukturlose Umhüllungsmembran“, die den Fächer umgibt; bei manchen ist auch sie pigmentführend. Doch ist es „nicht immer deutlich, ob zwischen der Glaskörperhaut und einer dem Fächer eigentümlich zugehörigen Haut unterschieden wurde“ (VIRCHOW, p. 821).

Eine von allem Bisherigen abweichende Ansicht gibt FRANZ. Er faßt den Pecten als ein Sinnesorgan auf und leitet ihn vom nervösen Gewebe des Sehnerven ab. Die dafür angeführten, weiter unten behandelten histologischen Begründungen ebenso wie die betreffenden Abbildungen wirken jedoch nicht überzeugend. Es war daher die Aufgabe vorliegender Arbeit, diese Verhältnisse histologisch eingehender zu prüfen, um die Frage, ob der Pecten ein Sinnesorgan sei oder nicht, entscheiden zu können. In einer vorläufigen Mitteilung hat F. BLOCHMANN mit mir die Resultate dieser Untersuchungen schon kurz veröffentlicht: Der Pecten ist kein Sinnesorgan, sondern eine gefäßführende Gliawucherung. Wie dieses Resultat erlangt wurde, soll in Folgendem ausführlich dargelegt werden.

Meinen verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN bitte ich, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank entgegenzunehmen für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für sein freundliches Interesse am Fortgang derselben.

---

Zunächst soll auf die Arbeiten von FRANZ näher eingegangen werden:

In der Schilderung des makroskopischen Baues des Pectens, den er an sehr vielen Arten studiert hat, stimmt FRANZ im Wesentlichen mit den bisherigen Befunden überein: der Fächer ist in den meisten Fällen eine gefäßreiche, wellblechartig gefaltete, pigmentierte Mem-



bran, deren verschieden lange Falten linsenwärts etwas konvergieren und am oberen Rande durch eine stärker pigmentierte Leiste, die „Brücke“, zusammengehalten werden („Pigmentaufsatz“ KESSLER). An der Brücke findet FRANZ bisher noch nicht beobachtete Gebilde in Gestalt von schneideartigen Aufsätzen und Spitzchen. Diese wechseln in Form und Anzahl nicht nur von Art zu Art, sondern es finden sich auch individuelle Verschiedenheiten bei derselben Art. Stets stehen die Spitzchen auf der längsten Falte und sind gegen die Linse gerichtet. Daraus schließt FRANZ, daß sie Receptoren eines bei der Accommodation von der Linse ausgehenden Druckreizes (Genaueres s. u. S. 219) sein müssen und der Pecten somit als Sinnesorgan fungiert. Der mikroskopische Befund bestätigt ihm diese Vermutung: er findet, zuerst nur an den Spitzchen, später an der ganzen Oberfläche des Pectens und auch an den Gefäßwänden, „reizpercipierende Organe“ in Gestalt von kölbchenartigen Endigungen von Nervenfasern. An der Pectenoberfläche werden diese Kölbchen von feinen Hütchen bedeckt, die, in Härchen auslaufend, reizübertragend wirken sollen. Beim Suchen nach Nervenstämmen im Inneren des Pectens gelangt FRANZ zur Ansicht: „das (!) ganze Pecten ist nervöses Gewebe von einerlei Art, sehr ähnlich dem der Nervenfaserschicht in der Retina, ausgenommen die Blutgefäße“ (1908 b, p. 458).

Dieses nervöse Gewebe steht nach FRANZ' Angabe im engsten Zusammenhang mit dem Sehnerv, obgleich die „Pectenfaserschicht“ an der Wurzel des Pectens, aus der die Fasern in die Falten aufsteigen, gegen den Sehnerv abgegrenzt erscheint. Denn der Teil der Opticusfasern unterhalb des Pectens, welcher zuerst eine radiäre Richtung (auf den Pecten zu) einhält, ändert dieselbe dicht unter dem Pecten und nimmt einen zirkulären Verlauf, parallel zur Netzhaut. Aus dieser Grenzlinie heraus begeben sich jedoch feinste Fäserchen in die Pectenfaserschicht und von da in den Pecten (1909 b, Textfig. V<sup>4</sup>, p. 231 und tab. 9, fig. 33 u. 34). „Sie selbst sind übrigens sehr oft gar nicht zu erkennen, dann aber errät man doch ihren Verlauf aus den feinen Strukturrichtungen der Grundsubstanz“ (1909 b, p. 232). In der Pectenfaserschicht liegt eine Kernzone; die Kerne schmiegen sich dem Faserverlauf an, ebenso die Blutgefäße. Die radiäre Struktur des Nervus opticus findet sich auch noch in der Nervenfaserschicht der Retina dicht neben dem Pecten. Die Fasern gleichen den MÜLLER'schen Stützfäsern, doch sind sie stärker. Hier dienen sie zur Verbindung der Pectenfaser-

schicht mit der inneren reticularen Schicht der Retina, was durch feine Endaufpinselungen hier wie dort geschieht. Es seien das dieselben Fasern, die MICHALCOVICS als die bindegewebige Verbindung zwischen Chorioidea und Pecten betrachtet, während DENISSENKO sie auf Grund von Injektionen für Lymphröhren hält.

Den Verlauf der Fasern innerhalb des Pectens zu verfolgen erklärt FRANZ für schwierig, wegen der Menge von Gefäßen und Pigment. Dennoch sagt er auf Grund geeigneter Bilder, daß die spärlichen Zwischenräume zwischen den Gefäßen nur aus nervösem Gewebe bestehen. In demselben sieht man zwischen den Fasern zwei Arten von Zellkernen: längliche und größere runde. Wo die Gefäße bis unmittelbar an die Oberfläche treten, sind sie nur durch eine dünne Schicht nervöser Gewebsmasse vom Glaskörperraum getrennt, in der die dickeren Kerne etwas vorspringen und so manchmal ein Plattenepithel vortäuschen, von dem in Wahrheit keine Rede sein könne.

Daß es sich beim Pecten nicht um Bindegewebe handelt, sieht FRANZ aus dem Verhalten bei der VAN GIESON'schen Färbung: ebenso wie Sehnerv und Netzhaut, färbt der Pecten sich gelb. Neuroelektive Methoden zur Bestätigung seiner Ansicht wendet FRANZ, als zu schwierig, nicht an und begnügt sich mit der Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN.

In der „Brücke“ des Pectens streben nach FRANZ die Fasern überall aus den Falten der Linse zu. Sie sind hier wegen der wenig zahlreichen Gefäße deutlicher zu sehen. Zur Oberfläche des Pectens stellen sich die Fasern senkrecht und endigen an ihr in den oben erwähnten kölbchenförmigen Verdickungen. Dieselben sind auf der Brücke am häufigsten, kommen jedoch auch in den Falten und nahe der Wurzel des Pectens vor, ferner überall an den Gefäßen. An der Brücke und stellenweise in den Falten stehen diese Kölbchen so dicht, daß sie eine Membran vortäuschen. Die Hütchen mit Härchen über den Kölbchen (1909b, tab. 10 fig. 41—50) sind nur mit genau abgepaßter Differenzierung der Eisenhämatoxylinfärbung sichtbar zu machen. Bei jeder Species kommen zwei scharf geschiedene Größengruppen dieser Gebilde vor; für die kleineren davon kann FRANZ sicher angeben, daß sie als direkte Fortsetzungen der Kölbchen gelten müssen, für die größeren Härchen läßt sich dieser Nachweis nicht erbringen. — An den Gefäßwänden tragen die Kölbchen keine Hütchen und Härchen.

Das Pigment des Pectens liegt nach FRANZ nicht in Zellen. Es

hat keine Ähnlichkeit mit dem Chorioideapigment, sondern gleicht dem Pigment in der Pars iridica und ciliaris retinae und stimmt mit den Pigmentkörnern überein, die KRÜCKMANN in Gliazellen bei pathologischen Netzhautwucherungen fand. Daher ist es gleichfalls ectodermaler Herkunft.

Die Wandung der Pectengefäße besteht aus dem Endothel und einer ziemlich dichten „gelatinösen, structurlosen Membran“. Letztere hat kein Analogon in irgendwelchen mesodermalen Gefäßscheiden, darum rechnet FRANZ auch sie zu den ectodermalen Bestandteilen. Mesodermal ist somit im Pecten nur das Endothel der Gefäße und das Blut.

Das Vorhandensein glüser Elemente im Pecten erschließt FRANZ aus dem nervösen Aufbau, untersucht sie aber nicht genauer. Es findet sich nur der Hinweis, daß die kleineren Zellkerne vielleicht Gliazellen angehören. Auf eine „Anregung von sehr geschätzter Seite“ hin, habe der Autor lange geprüft, ob die Kölbchen nicht vielleicht glüser Natur seien, sei von dieser Ansicht jedoch zu seiner ursprünglichen Auffassung von der „gangliösen Natur“ zurückgekehrt. Auf einer anderen Stelle in derselben Arbeit (1909 b, p. 245) findet sich allerdings die Bemerkung, daß es nicht entschieden sei, „ob jene Fasern wirklich sensible Nervenfasern oder vielleicht Fortsätze von Stützzellen seien“. Auch sei eine mit Eosin sich rosa färbende Grundmasse da, die vielleicht glüser Natur sei, selbstverständlich seien es die eigenartigen ectodermalen Gefäßscheiden.

Die Entwicklung des Pectens hat FRANZ selbst nicht untersucht, findet aber an der Hand von PARREIDT's ihm zur Verfügung gestellten Präparaten seine Ansicht über die ectodermale Beschaffenheit des Fächers bestätigt. Ob der Pecten genetisch zur Netzhaut oder zum Sehnerv gehört, läßt FRANZ an dieser Stelle unentschieden. —

FRANZ kommt zu dieser Deutungsweise des Pectens, weil er, wie eingangs erwähnt, von einer Hypothese über die Funktion ausgeht. Durch die Spitzchen, die verschiedene Länge der Falten sowie durch ihre auf die Linse zu gerichtete Konvergenz ist FRANZ zur Ansicht gelangt, der Fächer diene zur Perception der bei der Accomodation entstehenden Schubbewegungen im Glaskörper, von FRANZ „hydrodynamische Druckschwankungen“ genannt. Indem der Pecten diese dem Vogel übermittelt, bekäme derselbe Aufschluß über die Stärke und Art der Accommodationsbewegungen. Dadurch werde das räumliche Sehen erhöht, was für die Vögel von besonderem Wert sei,

einmal wegen der Schnelligkeit ihrer Bewegungen und ferner deshalb, weil die Vögel vielfach einäugig sehen. Diese vorgefaßte Meinung erklärt es, warum FRANZ seine mehrfach etwas unbestimmten Angaben mit solcher Sicherheit vorbringt, obgleich sie, wie der Autor vielfach selbst zugibt, an einem zu histologischen Untersuchungen nicht ganz geeignetem Material (hauptsächlich in Formol und GILSON'scher Lösung konserviert) gewonnen wurden.

Geeigneteres Material und zweckentsprechendere Untersuchungsmethoden führten zu den abweichenden Ergebnissen vorliegender Arbeit.

### Material und Technik.

Das für die Untersuchungen erforderliche Material stammte von folgenden Vogelarten: *Columba domestica* L. (Haustaube), *Gallus domesticus* BRISSON (Haushuhn), *Anser domesticus* L. (Hausgans), *Anas domesticus* L. (Hausente), *Falco tinnunculus* L. (Turmfalke), *Buteo buteo* L. (Mäusebussard), *Nisus communis* CUV. (Sperber), *Syrnium aluco* BOIE (Waldkauz), *Otus vulgaris* FLEMMING (Waldohreule), *Athene noctua* GRAY (Steinkauz), *Passer domesticus* L. (Hausperling), *Serinus canarius* L. (Kanarienvogel).

Dem durch Chloroform getöteten resp. dekapitierten Tier wurden die Augen enukleiert. Der Bulbus wurde durch einen Äquatorialschnitt geöffnet, die vordere Bulbushälfte und ein Teil des Glaskörpers entfernt und die hintere Bulbushälfte in die Fixierungsflüssigkeit gebracht.

Zum Fixieren dienten: ZENKER'sche Flüssigkeit, Sublimat-Eisessig und schwache FLEMMING'sche Lösung. Die Härtung geschah in Alkohol, das Einbetten in Paraffin, nur für die YAMAGIVA-Färbung (s. unten) laut Vorschrift in Celloidin. Wo die elektive Färbemethode eine andere Konservierung verlangte (YAMAGIVA, FIEAND, RAMON Y CAJAL), wurde sie nach der Vorschrift angewandt.

**Färbemethoden.** Eosin-Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN, letzteres auch nach Vorfärbung mit Bordeaux R.

**Nervenfärbung:**

1. Silberimprägnierung nach RAMON Y CAJAL<sup>1)</sup>,
2. Vitalfärbung mit Methylenblau (EHRlich) nach DOGIEL.<sup>2)</sup>

1) s. Encyclopädie der mikrosk. Technik, 2. Aufl., 1910, Vol. 2, p. 295, Methode 3.

2) *ibid.*, p. 96, Methode d, 1.

Hierbei ergab mir das Methylenblau MERCK  $\frac{1}{12}\%$  in RINGER'scher Lösung die besten Resultate.

**Bindegewebsfärbung:**

1. nach BLOCHMANN<sup>1)</sup>,
2. nach MALLORY, Modifikation SABIN.<sup>2)</sup>

**Neurogliafärbung:**

1. nach FIEAND<sup>3)</sup>,
2. nach YAMAGIVA.<sup>4)</sup>

Zum Entpigmentieren der Schnitte benutzte ich nach JANDER Chromsalpetersäure<sup>5)</sup>, wobei ich den vorgeschriebenen Zusatz von Salpetersäure verdoppelte.

Für die angewandten Schnittrichtungen übernehme ich, um Verwechslungen vorzubeugen, FRANZ' Bezeichnungen, obgleich sie leider, trotz Benutzung derselben Ausdrücke, nicht mit den schon von KESSLER eingeführten übereinstimmen. FRANZ vergleicht den Pecten mit einem bilateral symmetrischen Organismus (wobei das distale Ende gleich dem rostralen ist und das proximale gleich dem caudalen) und unterscheidet demnach:

1. Quer- oder Transversalschnitte (Horizontalschnitte KESSLER), alle Falten des Pectens quer treffend;
2. Flach- oder Sagittalschnitte (Frontalschnitte KESSLER), durch die Hauptebene des Pectens gelegt;
3. Frontalschnitte (Sagittalschnitte KESSLER, Querschnitte BERND), senkrecht zu den beiden vorigen.

Die Dicke der Schnitte schwankt zwischen 2  $\mu$  und 10  $\mu$ .

Für die Lagebeziehungen im Pecten wende ich (nach KESSLER) an: proximal für opticuswärts (d. h. auf den Eintritt des Sehnerven in den Bulbus zu gerichtet) und distal für die entgegengesetzte (zur Zeit der embryonalen Augenblasenspalte auf die Linse zu laufende) Richtung. —

Zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung dienten Hühner-

---

1) SCHUBERG, Einführung in die Technik des zoologischen Laboratoriums 1910, p. 391.

2) BÖHM und OPPEL, Taschenbuch der mikrosk. Technik, p. 138.

3) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 76, 1910, p. 125; referiert in Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 28, 1911, p. 107.

4) In: Arch. pathol. Anat., Vol. 160, 1900, auch in: Encycl. mikroskop. Technik, 2. Aufl., 1910, Vol. 2, p. 308.

5) MAYER und LEE, Grundzüge der mikrosk. Technik, 3. Aufl., 1907, p. 279.

embryonen. Die Fixierung derselben erfolgte, nach Präparation in erwärmter physiologischer Kochsalzlösung, in ZENKER'scher Flüssigkeit, Sublimat-Eisessig, schwacher FLEMMING'scher Lösung und Kaliumbichromat-Essigsäure; bei älteren Stadien wurde der Bulbus zuvor durch einen Rasiermesserschnitt geöffnet. Die FLEMMING'sche Lösung ließ die Glaskörperfibrillen deutlicher hervortreten, bewirkte jedoch stärkere Deformierung des Gewebes; am schonendsten wirkte Kaliumbichromat-Essigsäure, hob aber das Mesoderm weniger deutlich vom Ectoderm (im Pecten) ab; am geeignetsten waren ZENKER und Sublimat-Eisessig. — Die Schnittrichtung ist die auch von KESSLER, PARREIDT und BERND angewandte, annähernd senkrecht auf den Längsverlauf der Augenspalte (Frontalschnitt des reifen Pectens). — Die Schnitte sind hier alle 10  $\mu$  dick, gefärbt mit Eosin-Hämatoxylin, ausnahmsweise mit Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.

### 1. Histologischer Aufbau.

Zur Entscheidung der Frage, ob der Pecten ein Sinnesorgan sei oder nicht, kam es vor allem darauf an, das Vorhandensein resp. Fehlen von Nervenfasern und Sinneszellen nachzuweisen. Das geschah zunächst durch zahlreiche Versuche mit vitaler Methylenblaufärbung an verschiedenen Arten (Tauben, Huhn, Turmfalk, Sperling, Kanarienvogel). Der Pecten des eben abgetöteten Tieres wurde, nach Abtragung der Brücke, als flaches Band im Uhrschildchen mit der Farblösung ausgebreitet und in den Thermostaten von  $+37^{\circ}\text{C}$  gebracht. Jedesmal waren Stückchen der Netzhaut zur Kontrolle beigegeben. Diese zeigten vielfach wohlgelungene Bilder von Ganglienzellen und Nervenfasern, im Pecten jedoch war niemals irgendeine gefärbte Faser zu sehen, weder bei der fortlaufenden mikroskopischen Kontrolle während des Versuchs, noch beim Durchmustern der fixierten und eingeschlossenen Präparate. Das Fixieren (in Ammoniummolybdat 10%) geschah erst, nachdem eine deutliche Blaufärbung des ganzen Pectengewebes begann.

Die Silberimprägnierung nach RAMON Y CAJAL (Ente und Huhn) bestätigte diesen Befund. Die Fibrillen in Opticus und Retina traten deutlich hervor, aber im Pecten zeigte sich nirgends, weder in der faserreichen Brücke noch in der Pectenfaserschicht, irgendeine imprägnierte Faser. Das war namentlich an einem nur schwach pigmentierten Pecten von der Ente leicht festzustellen. Die Fasern des Sehnerven nahmen alle den „zirkulären Verlauf“ nach der Netzhaut hin, während die

„Radiärfasern“ im Opticus, die nach FRANZ die Vermittlung zwischen Sehnerven- und Pectenfasern bilden, nicht imprägniert waren. Ebenso traten an der Brücke stellenweise die nicht imprägnierten Hütchen hervor (leicht gebräunt, wie alles nicht nervöse Gewebe), aber weder Kölbchen noch Härchen waren an ihnen sichtbar.

Daraus ergab sich mit größter Wahrscheinlichkeit, daß jene Gebilde keine Reizreceptoren und der Pecten nicht aus nervösem Gewebe aufgebaut ist. Ferner bestätigten die angewandten Bindegewebsfärbungen, daß im reifen Pecten keinerlei Bindegewebe vorkommt, außer in den Gefäßwänden. Das Endothel und auch die nach FRANZ glüose homogene Gefäßhülle nehmen bei beiden Methoden die Färbung des Bindegewebes an, übereinstimmend mit Sclera, Chorioidea und den anderen bindegewebigen Elementen in den Schnitten.

Nun kam es auf die Untersuchung der Gewebsstruktur im Pecten an.

Schon bei der vitalen Methylenblaufärbung traten stellenweise deutliche Zellen zutage. Fig. 1 zeigt sie von der Taube. Man sieht an jeder Zelle einen plasmareichen Zelleib und den dazu gehörigen Kern. Die einzelnen Zellen sind durch lange, zarte, feingranulierte Protoplasmafortsätze miteinander verbunden, die zum Teil gerade gestreckt von Zelle zu Zelle übergehen, zum Teil durch Anastomosen untereinander ein feines Geflecht bilden. Jede Zelle enthält Pigment, welches in relativ großen, dunkelbraunen Kügelchen der Hauptsache nach um den Kern gelagert ist. Oben links sieht man auf zwei Stellen je ein Pigmentkorn auch innerhalb eines Plasmafortsatzes. Fig. 2 zeigt die auf dieselbe Weise zur Darstellung gebrachten Zellen vom Turmfalken. Hier sind die Kerne noch nicht mitgefärbt und die Plasmaausläufer seltner und kürzer, im Prinzip ist es jedoch dieselbe Zellform.

In den Schnitten durch konserviertes Material machte das dichte Pigment es unmöglich, ein übersichtliches Bild von der Zellstruktur zu bekommen. Ich habe daher die Schnitte vor dem Färben mit JANDER'scher Flüssigkeit entpigmentiert. Das Pigment erwies sich als sehr widerstandsfähig. Erst nach dem Verdoppeln des vorschriftsmäßigen Zusatzes an Salpetersäure erzielte ich eine vollständige Entfärbung, und auch da nur bei stets frisch bereiteter Lösung und im resp. auf dem Thermostaten (+ 56° C) im Verlauf von 12 bis 24 Stunden. Das Pigmentepithel der Retina verblaßte dabei stets rascher.

Bei nachfolgender Färbung mit Eosin-Hämatoxylin oder Eisen-hämatoxylin-HEIDENHAIN war die Struktur des Pectens jetzt deutlich zu erkennen. Es ist das keine homogene Gallertmasse oder hyaline Grundsubstanz, aber auch kein nervöses Fasergewebe, sondern zwischen den zahlreichen Gefäßen stehen überall mehr oder weniger protoplasmareiche Zellen. Das Charakteristische an ihnen ist die Bildung protoplasmatischer Fortsätze, wie sie schon bei dem eben geschilderten hervortraten. Diese Verästelung ist bei den einzelnen Zellen sehr verschieden ausgebildet, je nach ihren Lagebeziehungen zueinander, zur Pectenoberfläche und zu den Gefäßen. Die mitten im Gewebe befindlichen Zellen entsenden ihre Fortsätze sternartig nach allen Seiten hin; die an der Oberfläche liegenden sind naturgemäß nach dieser Seite hin unverzweigt, während die Zellen zwischen den dichter stehenden Gefäßen mehr oder weniger eingengt werden, so daß sie nur wenige oder keine Ausläufer entsenden können. Fig. 3, vom Waldkauz, und Fig. 4, vom Turmfalken, zeigen diese Verhältnisse; beides sind Stellen aus dem Gewebe der Pectenfallen. — Das Verhalten der feinen Protoplasmafortsätze ist ein verschiedenes: sie treten entweder an die Gefäße oder an die Pectenoberfläche heran und setzen sich dort mit verbreiterten Enden, nach der Art der sogenannten Gliafußchen, an (Fig. 3 u. 4 *Glf*), oder sie bilden vielfache Anastomosen miteinander. Durch letztere entsteht ein zartes Netzwerk, das die Zellen alle untereinander verbindet, und das Gewebe des Pectens stellt dadurch ein reticuläres Syncytium dar. Die Größe der Netzmaschen variiert sehr nach der Art und nach der Stelle im Pecten. Die Interzellularräume zwischen den Maschen sind mit Flüssigkeit gefüllt; eine „homogene Grundsubstanz“ ist nirgends vorhanden. Das Pigment liegt stets innerhalb der Zellen, meist nah am Kern, freies Pigment außerhalb der Zellen habe ich nicht gesehen. Auch am entpigmentierten Schnitt sind die blassen Pigmentkügelchen klar zu erkennen; in den Zeichnungen sind sie der Deutlichkeit halber dunkel eingetragen.

Was FRANZ (1909 b, p. 237 u. 238) als bei Formolfixierung entstandene Kunstprodukte beschreibt und tab. 9, fig. 37 abbildet, sind allem Anschein nach diese Zellen. FRANZ hat sie für „Verklebungen“<sup>1)</sup> gehalten.

1) Hier soll ein Irrtum in der vorläufigen Mitteilung berichtigt werden: PARREIDT bildet tab. 2, fig. 13 nicht Zellen des Pectens ab, wie angegeben, sondern der Chorioidea.



Die von FRANZ beschriebenen Fasern sind vorhanden, aber sie liegen innerhalb der Zellen und ihrer Fortsätze. Bei Färbung mit Eosin-Hämatoxylin heben sie sich schlecht oder gar nicht ab, daher sind sie in Fig. 3 nicht zu sehen; mit Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN treten sie vortrefflich hervor; in Fig. 4 (*Glfsr*) sind einige getroffen. In der Brücke sind sie meist so zahlreich, daß sie ganz das Bild beherrschen. Fig. 5 zeigt ein Stück aus der Brücke vom Waldkauz, mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Die vielen, längs und quer getroffenen Fasern machen hier ein Erkennen der Zellgrenzen unmöglich. Die entfärbten Pigmentkörner sind hier nicht eingetragen.

Auch am macerierten Material habe ich den Bau der Zellen studiert. Das Objekt wurde zu diesem Zweck in  $\frac{1}{20}$  MÜLLERscher Lösung etwa einen Monat lang der Maceration ausgesetzt. Zur Herstellung der Präparate wurden kleinste Stückchen aus dem Pectengewebe unter dem mit Wachsfüßchen versehenen Deckglase durch leichtes Aufklopfen zum Zerfallen gebracht. Fig. 6, 7 u. 8 zeigen auf diese Weise isolierte Zellen von der Waldohreule. Sie stimmen mit den durch die Vitalfärbung und an den Schnitten gewonnenen Bildern gut überein. In Fig. 6 sieht man außerdem schön entwickelte Gliafüßchen an die Gefäßwand herantreten.

Dieser Befund — verästelte, faserführende Zellen — neben die Tatsache gehalten, daß der Pecten sich aus den Blättern der sekundären Augenblase entwickelt, legte den Gedanken nahe, daß es sich beim Pectengewebe um Neuroglia handeln könne.

Der Vergleich mit den Arbeiten über Neuroglia von HELD, KRÜCKMANN und IMHOF bestätigte das vollkommen. Namentlich KRÜCKMANN's Arbeiten kamen hier in Betracht, da sie die Neuroglia des Auges behandeln. Seine Darstellung der Neuroglia in der normalen menschlichen Retina (1905, tab. 5 fig. 3, 4, 5, 5a u. 8 — letztere von einem myopischen Auge) und ihrer Beziehungen zu den Retinagefäßen zeigt so viel Übereinstimmung mit den Verhältnissen im Pecten, daß ein Zweifel an der glösen Beschaffenheit dieses nicht möglich ist. Die einzelnen Zellen haben in ihrem Bau eine große Ähnlichkeit mit den Pectenellen, und über den Gesamthabitus des Gewebes heißt es (p. 361): „Es stellt also das gesamte retinale Neurogliagewebe eine einheitliche zusammenhängende Masse dar.“ An anderer Stelle (1906 b, p. 174) wird „die Tatsache von dem reticulären Bau, der netzigen Structur, bezw. der syncytialen Beschaffenheit des Gliazellprotoplasmas im Sehnerven und in der Netzhaut“ hervorgehoben. Der Unterschied zwischen diesen Gliazellen der

normalen menschlichen Netzhaut und der Neuroglia des Pectens liegt im Mangel an Pigment bei den ersteren. Jedoch auch dieser fällt unter gewissen pathologischen Bedingungen im menschlichen Auge fort, da dann die Gliazellen der Netzhaut pigmentführend werden. Tab. 18 fig. 9, 10, 11 u. 12 (1905) hat KRÜCKMANN solche Zellen dargestellt. Es sind die typischen verästelten Zellen („Spinnenzellen“) des Pectens, mit reichlicher Pigmenteinlagerung. Das Pigment besteht auch hier aus runden dunklen Körnchen und liegt bald den Kernen an, bald in den Fortsätzen.

Auch der Vergleich mit IMHOF's Untersuchungen der Neuroglia im sogenannten Lumbalwulst der Vögel zeigte viel Übereinstimmendes. Die Schilderung der Zellen dort („Ischiocyten“) könnte sich, bis auf größere Plasmaarmut und Mangel an Pigment, ebensogut auf die Pectenellen beziehen. „Vom Plasmaleib aus strahlen mehrere radiäre protoplasmatische Fortsätze.“ „In den Protoplasmafortsätzen liegen nun eingebettet feine, dunkelgefärbte, unverzweigte fibrillenartige Gewebe, die sich stets mehr oder weniger weit verfolgen lassen, die Gliafasern“ (p. 527). Auch hier handelt es sich um ein „protoplasmatisches Reticulum, dessen Elemente in syncytialer Verbindung sind“ (p. 539). Interessant ist, daß der Lumbalwulst, ebenso wie der Pecten, ausschließlich aus Stützgewebe besteht, mit stark ausgebildetem Gefäßnetz. Durch die zwischen den Protoplasmaverbindungen entwickelten Interzellularräume, die freilich im Lumbalwulst noch größer sind, wird die Ähnlichkeit beider Gewebe noch erhöht. Sie sind hier lympheführend.

Zu diesen Hinweisen auf die gliöse Beschaffenheit des Pectens kommt noch das Vorhandensein einer *Membrana limitans gliae perivascularis*. HELD hat dieselbe zuerst im Zentralnervensystem beschrieben als eine flächenhafte Anordnung der Neuroglia zur Abgrenzung des ectodermalen Gewebes gegenüber den mesodermalen Gefäßwänden. KRÜCKMANN (1905) weist sie in der menschlichen Retina nach und schildert ihre Zusammensetzung. Im Pecten ist sie überall an den Gefäßwänden leicht zu sehen. Fig. 3 (*L. p*) zeigt sie deutlich: stets sind die Gefäßwände von gliösen Elementen eingefaßt, die sie von den Interzellularräumen innerhalb der Glia trennen. Zur Bildung der *Perivascularis* treten die Plasmaleiber der Zellen und die Gliafüßchen in engsten Zusammenschluß. Daß auch die Fasern dabei beteiligt sind, zeigt Fig. 4 (*Gl/sr*), wobei man zugleich sieht, daß sich die gliöse Membran auch in den engen Zwischenräumen zwischen den hart nebeneinander liegenden Ge-

fäßen findet. Es gilt also auch für die Perivascularis des Pectens, was KRÜCKMANN für diejenige der Retina nachweist: daß sie „durch Mitwirkung aller Gliaelemente eine mannigfaltige Abwechslung erfährt“ (1905, p. 359).

Die Beziehungen der Zellen zur Gefäßwand sieht man auch in Fig. 6, 7 u. 8. Sie haften ihr bald nur mit den Gliafüßchen (Fig. 6), bald mit dem ganzen Körper an (Fig. 7), an letzteren dabei zuweilen lappenartige Verbreiterungen bildend (Fig. 7 u. 8 *Pl*).

An der äußeren Oberfläche ist der Pecten durch eine epithelial angeordnete Schicht seiner Gliazellen begrenzt. An manchen Stellen stehen die Zellen etwa in der Art eines Cyliinderepithels nebeneinander, z. B. in der Brücke (Fig. 15 u. 12). An anderen Stellen, wo das Gewebe lockerer ist, sind sie durch die Interzellularräume mehr oder weniger weit voneinander getrennt und berühren sich nur mit der verbreiterten Basis (Fig. 3 *Pl*). Wo die Gefäße bis hart an die Oberfläche herantreten, sind sie von einer oft nur sehr dünnen glösen Plasmaschicht bedeckt. Um ein Oberflächenbild des Pectens zu bekommen, wandte ich die Zellgrenzendarstellung mit Silbernitrat an. Diese zeigte zweierlei Bilder: 1. Auf den Gefäßen liegen große regelmäßige, kernführende Zellen mit nur wenig Pigment, offenbar die Struktur der oben erwähnten dünnen Plasmaschicht (Fig. 9). Diese Zellen wären demnach sehr flach und daher mehr in die Breite entwickelt. 2. Im Gliagewebe zwischen den Gefäßen liegen viel kleinere, unregelmäßig geformte Zellen, und zwischen ihnen hier und da kleine, eckige Felderchen, wohl die Basis von Gliafüßchen (Fig. 10 *Glf*), denn letztere treten auch an die epitheliale Oberflächenschicht heran, wie das Schnittbild in Fig. 4 zeigt (*Glf*). Ein Vergleich der Fig. 9 u. 10, welche mit Hilfe derselben Vergrößerung gezeichnet sind, zeigt den Unterschied in Form und Größe der beiden eben geschilderten Zellarten. Wo kleinere Gefäße an die Oberfläche herantreten (Fig. 4), liegen ähnliche Verhältnisse vor wie im respiratorischen Epithel der Lungenalveolen: die Zellen legen sich mit dünnen, lappenartigen Verbreiterungen über die Außenseite kleinerer Gefäße herüber, um durch diese Überbrückung einen epithelialen Zusammenschluß der einzelnen Zellen zu ermöglichen.<sup>1)</sup>

Endlich kam es noch zur Bestätigung der glösen Natur der Pecten auf die Anwendung einer elektiven Gliafärbung an.

1) s. OPPEL, Mikrosk. Anatomie, 6. Teil, 1905, p. 182 und fig. 84.

Eine zuverlässige Methode gibt es dafür zurzeit noch nicht. Ich habe zwei derselben, die nach YAMAGIVA und die nach FIEAND (s. Technik), angewandt. Wenn dabei auch die Feinheiten der Gliastruktur nicht gleichmäßig zutage traten, so stimmte doch in gelungenen Präparaten bei beiden Methoden das färberische Verhalten des gesamten Pectens mit dem für Neuroglia angegebenen überein. Die homogene, von FRANZ für gliös gehaltene Gefäßwand färbte sich dabei nicht mit. Sie erschien vielmehr im YAMAGIVA-Präparat gegenüber dem blaßvioletten Pecten himmelblau, wie, laut Vorschrift, alles Bindegewebe, und im FIEAND-Präparat war sie, wie letzteres, entfärbt, gegenüber dem vorschriftsmäßig blauen Pectengewebe.

Die FIEAND'sche Färbung, der ich den Vorzug geben möchte, ließ zudem an manchen Stellen die Fasern im Pecten schön hervortreten. Zugleich zeigten die „Radiärfasern“ (FRANZ) im Opticus unterhalb des Pectens stets die Gliafärbung (blau), wie die MÜLLER'schen Stützfaser der Retina, während die übrigen Fasern des Sehnerven vorschriftsmäßig entfärbt waren. Fig. 11 ist nach einem solchen Präparat gezeichnet.<sup>1)</sup> (Fig. 11a gibt die Stelle des Frontalschnittes an, welche dargestellt ist.) Die „Radiärfasern“ (*Rdf*) nehmen, wie auch FRANZ angibt, ihren Verlauf auf die Pectenwurzel zu, senkrecht zu den hier von der Retina kommenden Sehnervenfaser. Sie biegen jedoch nicht, wie FRANZ meint, auf kurze Zeit in eine zirkuläre (den Nervenfasern parallele) Richtung um, um von da aus feinste Fäserchen in die „Pectenfaserschicht“ zu entsenden, sondern sie treten an die Gliazellen der Pectenwurzel („Kernzone“ FRANZ) direkt heran. Zugleich zeigen einige von ihnen nach der anderen Seite hin einen Zusammenhang mit den Gliazellen im Opticus, denen sie allem Anschein nach entstammen. Beim Übergang des Opticus in die Retina sind sie besonders stark ausgeprägt und entstammen dort zum Teil dem intermediären Gliaring (JACOBY), von dort aus divergierend zum Pecten ziehend (*i. Ghr*). Daran schließen sich auf der Retina die hier kräftiger entwickelten MÜLLER'schen Stützfaser, welche eine starke Limitans interna bilden, die allmählich in das Pectengewebe übergeht. Es hat den Anschein, als ob diese „Radiärfasern“ die Verankerung des Pectens in der Neuroglia des Sehnerven bewirkten. Ihr ausschließlicher Zweck kann es jedoch

---

1) Leider ist das Pigmentepithel von der Schzellenschicht abgelöst und der Zusammenhang zwischen Retina und intermediärem Gliaring etwas eingerissen.

nicht sein, da JACOBY sie im Auge des Menschen auch nachgewiesen und mit der WEIGERT'schen Färbung als gliös erkannt hat.

Dieselben „Radiärfasern“ sieht man auch auf jedem mit Eisenhämatoxylin behandelten Schnitt, nur heben sie sich dort nicht, wie hier bei der elektiven Färbung, von den Nervenfasern ab. Gegen die alte Auffassung, daß es sich hier um die bindegewebige Verbindung zwischen Pecten einerseits und Chorioidea resp. Bindegewebssepten des Opticus andererseits handelt, spricht das negative Verhalten dieser Fasern gegenüber der Bindegewebsfärbung in den Methoden nach BLOCHMANN und nach MALLORY. Einen schönen Beweis für die gliöse und nicht nervöse Natur dieser Fasern gibt auch der Vergleich eines FIEAND-Präparates mit einem nach CAJAL hergestellten: was hier imprägniert ist an Fasern, ist dort ungefärbt, und umgekehrt.

Die von FRANZ beschriebenen Kölbchen, Hütchen und Härchen sind vorhanden, nur bilden sie keinen reizperceptorischen Apparat (Fig. 12—15). Die Kölbchen (*K*) sind nichts als leicht verdickte Endigungen von Gliafasern, die überall im Pecten an die Oberfläche und an die Gefäße herantreten. Auf FRANZ' (1909b) tab. 10 fig. 51 kann man das auch gut erkennen. Mit Eisenhämatoxylin und mit der FIEAND'schen Gliafärbung treten sie überall gut hervor. In Fig. 11 sieht man sie am linksgelegenen Gefäß (*K*), ebenso daneben an der Pectenoberfläche. Fig. 12 u. 13 zeigen sie unter den Hütchen stehend, vom Waldkauz und vom Sperber, Fig. 12 manche im Zusammenhang mit der Faser. In einigen Fällen (Fig. 12) hat sich die Faser kurz vor dem Ende gegabelt und liefert so 2—3 Kölbchen.

Die „Hütchen“ habe ich auch an allen untersuchten Arten gesehen, nur sind sie, in Übereinstimmung mit FRANZ, nicht leicht darstellbar, da sie bei intensiverer Färbung in einen homogenen Saum zusammenfließen. Es sind das zipfelförmige Erhebungen der Zelloberfläche, die sich in Mehrzahl auf einer Zelle finden. Sie finden sich nur an der Brücke, d. h. auf dem Teil, wo der Glaskörper fest am Pecten haftet, während er sich von den übrigen Regionen so leicht ablösen läßt wie von der Retina. Der makroskopische sowie mikroskopische Befund bestätigte dieses schon oft beschriebene Verhalten zwischen Pecten und Glaskörper. Dieses Festhaften des Glaskörpers steht im Zusammenhang mit den Plasmazipfelchen. Denn man sieht an geeigneten Stellen deutlich, wie Glaskörperfibrillen aus ihnen ihren Ursprung nehmen und von da aus ins Gewirr des

Glaskörpers vordringen (Fig. 13, 14 u. 15). Es ist somit die Brücke des Pectens mit an der Produktion von Glaskörperfibrillen im erwachsenen Vogelauge beteiligt. Die Zipfelchen kann man dabei gut mit den kegelförmigen Verlängerungen der MÜLLER'schen Stützfasern vergleichen, die TORNATOLA, VAN PÉE und WOLFRUM für den Ursprung der Glaskörperfibrillen bei Säugerembryonen nachweisen. Bei WOLFRUM sind sie in fig. 6 7 u. 8 dargestellt.

Die Form der Zipfelchen wird jedoch von der Fixierungsflüssigkeit stark beeinflusst. Das sieht man besonders beim Vergleich der Fig. 13 u. 14. Der Pecten stammt bei beiden von der gleichen Art (Sperber); der in FLEMMING konservierte (Fig. 13) läßt jedoch die Zipfelchen viel ausgeprägter, sozusagen schematisierter hervortreten als das ZENKER-Material (Fig. 14). Es hängt das vielleicht mit Retraktionserscheinungen des Pectens während der Fixierung zusammen. Auch fand ich sie zuweilen im gleichen Schnitt je nach der Stelle in der Brücke verschieden geformt.

In Fig. 12 (Eisenhämatoxylin) sieht man wohl die Zipfelchen, nicht aber ihren Zusammenhang mit dem Glaskörper. Das hängt damit zusammen, daß der Glaskörper stets entfärbt ist, sobald man scharf genug für die Darstellung der Hütchen differenziert. Das erklärt, warum FRANZ, der ausschließlich mit Eisenhämatoxylin färbt, den Zusammenhang mit dem Glaskörper nicht gesehen hat. Was er als „Härchen“ beschreibt, sind wohl die vielleicht noch leicht gefärbt gebliebenen Ursprungsstellen der Fibrillen aus den Zipfelchen. Daß Sinneshäärchen, zudem hier an der Basis von Zellen, ein Abweichen vom normalen Vorkommen bedeuteten, wurde schon in der vorläufigen Mitteilung hervorgehoben. Denn da der Pecten sich aus den sich über die Augenblasenspalte vorwölbenden Blättern der sekundären Augenblase entwickelt (s. u.), wenden auch seine Zellen, wie diejenigen der Retina, ihre basale Fläche dem Lumen der sekundären Augenblase zu.

Was nun die Struktur des Gewebes innerhalb der einzelnen Teile des Pectens anbetrifft, so ist sie nicht überall gleichartig. Im Gebiet der Falten ist das Gewebe meist am lockersten und zeigt die am besten ausgebildeten Interzellularräume. In der Brücke stehen die Zellen dicht, und der Faserreichtum ist stark entwickelt (Fig. 5), was bei der Aufgabe der Brücke, die Falten versteifend zusammenzuhalten, leicht verständlich ist. Auch die Pectenwurzel ist meist faserreich. Jedoch wechselt das Verhalten des Gewebes

nach den Arten. Eine für verwandte Arten gemeinsame Gesetzmäßigkeit dabei festzustellen war bei der geringen Zahl der untersuchten Arten und der Verschiedenheit innerhalb derselben nicht möglich. So schien es z. B. nach der Untersuchung vom Turmfalk und Sperber, als hätten die Tagraubvögel gegenüber den Nachtraubvögeln das dichtere Gewebe und das reicher entwickelte Gefäßnetz. Es erwies sich jedoch beim Bussard, daß das Gewebe in den gefäßarmen Falten noch lockerer ist als beim Waldkauz und die Brücke mit ungewöhnlich reichlichen Intercellularräumen die lockerste unter den untersuchten.

Die Stärke der Pigmentierung wechselt nicht nur nach der Art, sondern auch nach dem Individuum, wie ich das mehrfach (Gans, Bussard, Huhn, Ente) feststellen konnte. Im ganzen gilt jedoch, daß die Brücke der am stärksten pigmentierte Teil ist („Pigmentaufsatz“ KESSLER). Nach KRÜCKMANN und JACOBY erscheint die Neuroglia des Auges im Ophthalmoskop als heller Reflex. Ein unpigmentierter Pecten müßte demzufolge durch seine Lichtreflexe störend bei der Lichtperception der Retina wirken. Das erklärt vielleicht die in der Regel starke Pigmentierung. Beim Steinkauz fand ich Pigment auch in der Neuroglia des Sehnerven: der intermediäre Gliaring sowie der periphere Gliamantel und ebenso die Gliazellen innerhalb des Opticus führen mehr oder weniger reichlich Pigment. Dieses zeigte die gleichen, kugelförmigen Körnchen wie im Pecten, und auch die letzten Zellen im Pigmentepithel, beim Übergang desselben in den intermediären Gliaring, führten diese Form von Pigment, statt des gewöhnlichen stäbchen- bis schollenförmigen. Auch bei anderen Arten habe ich vereinzelt pigmentierte Zellen in der Opticusglia gesehen.

In betreff der homogenen Gefäßhüllen, die FRANZ für gliös hält, wurde bereits erwähnt, daß sie nach ihrem färberischen Verhalten für mesodermal angesehen werden müssen. Um sie auf ihren Gehalt an elastischen Fasern zu prüfen, wurden die Färbemethoden nach WEIGERT<sup>1)</sup> und nach TÄNZER-UNNA<sup>2)</sup> angewandt, beide mit negativem Resultat. Denn während die elastischen Fasern in Chorioidea und Sclera klar hervortraten, fehlte in den Hüllen der Pectengefäße jede Spur derselben. Von einer weiteren Untersuchung dieser Gefäßwände habe ich abgesehen.

1) in: Encyclopädie der mikrosk. Technik, 2. Aufl., 1910, 1. Teil, p. 294.

2) *ibid.*, p. 295.

### Zusammenfassung.

1. Das Gewebe des Pectens besteht aus Neuroglia. Diese tritt in Form von faserreichen, vielfach verästelten und untereinander anastomosierenden Zellen auf, zwischen denen flüssigkeitsgefüllte Interzellularräume liegen. Sie bilden somit ein reticuläres Syncytium.

2. An mesodermalen Bestandteilen finden sich im Pecten, außer dem Blut, nur die Gefäßwände, das heißt ein Endothel und eine homogene Hülle. Auch die homogene Gefäßhülle ist mesodermal. Die Neuroglia grenzt sich gegen sie mit einer überall entwickelten Membrana limitans gliae perivascularis ab.

3. An der Oberfläche des Pectens bildet die Neuroglia eine epithelial angeordnete Schicht. Jedoch sind hier, im Gegensatz zu anderen Epithelien, die Zellbasen der äußeren Oberfläche zugewandt (vgl. oben S. 230).

4. Das Pigment liegt stets innerhalb der Gliazellen oder ihrer Fortsätze.

5. Die Fasern im Pecten sind Gliafasern und keine Nervenfasern. Sie sind an der Brücke am stärksten entwickelt und endigen überall an der Oberfläche des Pectens und an den Gefäßen mit kolbenartigen Verdickungen. Diese „Kölbehen“ sind somit keine reizceptorischen Organe.

6. Die Zellen der Brücke zeigen zipfelförmige Erhebungen an der äußeren Oberfläche. Aus ihnen nehmen Glaskörperfibrillen ihren Ursprung. Das erklärt das hier feste Haften des Glaskörpers am Pecten.

7. Der Pecten ist also an der Produktion des Glaskörpers im erwachsenen Vogelauge mit beteiligt.

### 2. Embryonale Entwicklung.

Die embryonale Entwicklung des Pectens ist nicht so häufig untersucht worden wie das reife Organ und meist nur lückenhaft. Auch KESSLER, der die Anfangsstadien eingehend schildert, gibt für die entscheidenden Stadien nur Lupenbeobachtungen. Daraus erklärt es sich wohl, daß der wahre Gang der Entwicklung, nachdem PARREIDT den Zusammenhang zwischen Pecten und Retina schon erkannt hatte, erst von BERND klargelegt worden ist: der Pecten entsteht aus den Blättern der sekundären Augenblase.

Da BERND genauer auf die Auffassungen älterer Autoren von



der Pectenentwicklung eingeht, will ich von einer Wiederholung derselben absehen und nur die Angaben von KESSLER, PARREIDT und BERND kurz resümieren.

KESSLER läßt die Pectenentwicklung erst beim 5 Tage bebrüteten Embryo (Huhn) beginnen. Über dem proximalen Teil des arteriellen Augenbechergefäßes („zuführender Schenkel“ der embryonalen Gefäßschlinge) hat sich eine Zellenleiste gebildet. Diese Zellen tragen den Charakter der Kopfplattenelemente und sind mit letzteren mittels eines schmalen Zellzuges durch die Augenblasenspalte hindurch verbunden. Ob sie durch Zuzug von daher sich vermehren oder ob sie durch eigene Proliferation das Wachstum der Leiste bewirken, läßt KESSLER unentschieden. Über dem distalen Teil des Gefäßes findet diese Leistenbildung nicht statt. Beim etwas älteren Embryo (5 Tage 20 Stunden) trägt diese Leiste in ihrem proximalen Teil eine Verdickung, die im Querschnitt knopfförmig erscheint. Proximalwärts „folgen einige Schnitte, in welchen die Augenblasenränder sich an der allmählich immer niedriger werdenden Pectenanlage (Fig. 43) und nachdem diese gänzlich aus den Schnitten verschwunden, gegen einander aufbäumen, um allmählich — und zwar mit ihrer dem Glaskörper nächstliegenden Zellschicht beginnend — ineinander überzugehen und zusammenzuziessen (Fig. 44). Diese letzteren Schnitte gehören derjenigen Stelle der Augenblase an, wo der Augenblasenstiel in die Augenblase übergeht“ (p. 68). Eine Deutung dieses so wichtigen Vorganges findet sich nicht, und seine Bedeutung für die Pectenentwicklung, d. h. die Entstehung des Pectens aus den sich aufbäumenden Augenblasenrändern, konnte KESSLER nicht erkennen, weil er von jetzt ab nur mit der Lupe beobachtet. Dabei ergibt sich, daß der Pecten als kleine Wand in den Binnenraum des Auges hinaufragt, die am freien Rande den späteren „Pigmentaufsatz“ als durchsichtigen Saum trägt. Am 10. bis 12. Tage beginnt die Faltenbildung, von der Mitte nach beiden Enden hin fortschreitend. Am 17.—18. Bebrütungstage ist das Aussehen des Pectens schon fast dasselbe wie beim ausgeschlüpften Hühnchen, nur ist die Pigmentierung, die vom Pigmentaufsatz nach der Basis fortschreitet, noch nicht vollständig. Vom 16. Tage ist das mikroskopische Bild eines Querschnittes (Frontalschnitt FRANZ) dargestellt (fig. 45), das zeigen soll, wie die Sehnervenfasern an der Wurzel des Pectens denselben von seinem mesodermalen Mutterboden scheinbar trennen. In Wahrheit werde er durch die reichlichen Bindegewebszüge des Opticus, welche wohl den mesodermalen Kopf-

plattenelementen entstammten, in lebendiger Verbindung mit den bindegewebigen Hüllen des Auges erhalten.

KESSLER ist also der Ansicht, daß der embryonale ebenso wie der vollentwickelte Pecten rein mesodermaler Natur sei.

PARREIDT ist der Erste, der den Pecten seiner Entstehung nach in Beziehung zur Retina bringt. Seine Untersuchungen an Hühnerembryonen bilden jedoch nur den Anhang zu einer anderen Arbeit und sind daher eigentlich nur kurze Angaben über Beobachtungen, die nicht weiter ausgeführt werden. Sie seien wörtlich angeführt (p. 23):

„Am 3. Tage der Bebrütung sehen wir durch den Stiel der Augenblase spindelförmige Zellen in deren Inneres eindringen, die später wie im Glaskörper vorkommenden Zellen darstellen. Am 4. Tage erhebt sich über dem schon deutlich erkennbaren Opticus eine kleine Leiste, die sich auf Querschnitten als kleines Dreieck darstellt, deren Zellen denen der Retina gleichen. An diesem Tage treten auch die ersten Spuren einer Chorioidea-Anlage auf, und zwar sind dies spindelförmige Zellen, die denen gleichen, welche am Tage vorher in die Augenblase wanderten. Am 5. Tage bildet der Pecten einen kleinen Zapfen. Die Retina hat sich in mehrere Schichten geteilt. Blutgefäße sind noch nicht vorhanden. Am 6. Tage beginnt die Einwanderung der Blutkörperchen durch den Sehnerv. Von nun an beginnt der Pecten schneller zu wachsen und am 10. Tage sich einzufalten, ohne Strukturveränderungen aufzuweisen, die nicht schon allgemein bekannt wären.“

Wie der Vorgang bei der Entwicklung des Pectens aus „Zellen, die denen der Retina gleichen“ zu denken ist, gibt PARREIDT nicht an, und es geht auch aus seinen Abbildungen nicht hervor. Das nachgewiesen zu haben ist das Verdienst BERND's.

BERND untersucht 9 Stadien von Hühnerembryonen an Querschnittserien (Frontalschnitte FRANZ). Beim jüngsten der untersuchten Embryonen (4 Tage 6 Stunden) ist die Augenblasenspalte fast in ihrem ganzen Verlauf von Mesoderm erfüllt, und ihre Ränder sind noch nirgends untereinander verwachsen. Die Mesodermzellen über dem Gefäß sind schon so angeordnet, wie bei KESSLER's 5 Tage bebrütetem Embryo: proximal dem Gefäß in mehrfacher Schicht aufsitzend, distal dasselbe in einfacher Lage einfassend und sich flach über der Spalte ausbreitend. Die beiden folgenden Serien zeigen die Fortentwicklung derselben Verhältnisse. Der 5 Tage 6 Stunden alte Embryo bietet fast völlige Übereinstimmung mit KESSLER's Be-

funden. Jedoch betont BERND das Verhalten der Augenblasenränder im proximalen Teil der Spalte. Sie wölben sich am Mesodermkeil in die Höhe, ihn mit dem äußeren Blatt berührend. Der Mesodermkeil wird opticuswärts stetig kürzer, und die Augenblasenränder verwachsen zu einem „Tunnel“ über ihm. Wie bei KESSLER verschmelzen dabei zuerst die Ränder des inneren, dann die des äußeren Blattes miteinander. Mit abnehmender Höhe des Mesodermkeils flacht sich auch der „Ectodermtunnel“ opticuswärts immer mehr ab. BERND's Auffassung dieses Vorganges ist jedoch eine ganz andere als KESSLER's: „Wir dürfen das Herüberwölben der Augenblasenblätter über die Mesodermanlage nicht als einfachen, auf diese Stelle beschränkten Schließungsvorgang der Augenspalte ansehen, müssen ihn vielmehr in die Bildungen des Pecten mit einbeziehen und, wie aus Folgendem hervorgehen wird, sogar als den wesentlichsten Faktor bei der Entwicklung dieses Organs ins Auge fassen. Die Augenspalte hat sich nicht nach Verschwinden des Mesodermkeils aus ihrer Lücke geschlossen, sie hat sich über ihm geschlossen und bildet auf seiner Grundlage an dieser Stelle eine Leiste, den ersten Beginn des späteren Pecten“ (p. 24 u. 25). Eine schematische Flächenansicht des Entwicklungsstadiums eines Pecten in der Mitte des 7. Bebrütungstages, d. h. 6 Tage 15 $\frac{1}{2}$  Stunden (Abbild. 1), ergänzt durch Querschnittsbilder (Abbild. 2—5), gibt eine anschauliche Übersicht über diese Entwicklungsvorgänge. Der ectodermale Tunnel ist durch Verschmelzen der Augenblasenblätter weiter linsenwärts über den Mesodermkeil vorgewachsen, ihn vom Glaskörper trennend. Dieser Vorgang ist bis zur Mitte des Mesodermkeils gediehen. Wo die Verwachsung der Augenblasenblätter noch nicht stattgefunden hat, liegen diese „aufgebäumt“ und distalwärts allmählich niedriger werdend den beiden Seiten des Mesodermkeils fest an. So sitzt das Mesoderm mit seiner leistenförmigen, im Querschnitt knopfförmigen Verdickung des oberen Randes in einer von den Augenblasenrändern gebildeten Höhle, „als wäre es in sie, wie in eine Form hineingegossen“. Im proximalen Teil ist der Pecten „in beträchtlicher Ausdehnung selbständig von den ectodermalen Augenblasenblättern gebildet, ohne deutliche mesodermale Unterlage“. Denn dort ist das Mesoderm durch die bei der Verwachsung der Augenblasenblätter entstehende ectodermale Zellwucherung bereits aus der Augenblasenspalte verdrängt. Die Zellen der beiden Blätter der Augenblase, des äußeren und des inneren, sind dabei von der Höhe des „Umbiegungsrandes“, d. h. von der Stelle an, wo

sie sich aus der Retina emporwölben, nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Die Pigmentierung des äußeren Blattes ist dort verschwunden und die reihenweise Anordnung der Zellen im inneren Blatt einem regellosen Durcheinander gewichen.

Ferner beobachtet BERND an dieser Serie das Verhalten der Opticusfasern gegenüber der Pectenanlage. Die Sehnervenfaser ziehen (der damaligen Auffassung nach) vom Opticusstiel aus durch die den Pecten bildenden Zellenmassen der Augenblasenblätter hindurch, auf beiden Seiten nach außen umschwenkend, um am „Umbiegungsrand“ auf den Retinalteil des inneren Blattes zu gelangen. Weiter linsenwärts ziehen die Fasern, statt direkt auf die Retina überzugehen, parallel mit der Augenspalte durch die Augenblasenblätter und entsenden nur dann und wann ein Bündel nach außen. Dadurch wird die später endgültige Trennung des Pectens von der Retina eingeleitet.

Die völlige Überwachsung des Mesoderms durch den Ectodermtunnel ist zu Beginn des 8. Tages erfolgt. Der Pecten selbst ist beträchtlich höher geworden und die Differenzierung zwischen den Zellen der Retina und des Pectens ausgesprochener. Die Sehnervenfaser scheiden die beiden Zellarten scharf voneinander. — Für 7 Tage 16 Stunden findet sich die Angabe: „Mesoderm und ectodermale Deckschicht gehen unregelmäßig in einander über und sind nicht mehr so deutlich getrennt wie in früheren Serien“ (p. 38). „In der Nähe der Gefäße liegt offenbar mesodermales Gewebe, das man ziemlich weit in den Pecten hinein verfolgen kann“ (p. 39). — Für die späteren, weniger genau bearbeiteten Stadien finden sich hauptsächlich Angaben über Höhenwachstum und Gefäßentwicklung. Bei 9 Tagen 1 Stunde fehlt das Pigment noch, bei 15 Tagen wird es als am Rande dichter gehäuft angegeben. Das letzte Stadium ist das 18tägige. Man sieht, wie die Lücken zwischen den zahlreichen Gefäßen von Zellen ausgefüllt werden, ob aber diese Zellen mesodermal oder ectodermal sind, „ist nicht mehr deutlich zu unterscheiden“. Auch die Herkunft des Pigments bleibt unaufgeklärt: es könne ebensogut aus dem Mesoderm wie aus dem Ectoderm stammen.

Daraufhin wirft BERND zum Schluß die Frage auf, was eigentlich aus den Zellen des Ectoderms wird, die an der Entwicklung des Pectens beteiligt sind. Denn das zwischen den zahlreichen Gefäßen liegende Gewebe, das von den meisten Autoren bisher für bindegewebig gehalten wurde, „kann sowohl

aus dem Mesoderm als dem Ectoderm gebildet sein“. Andererseits könnten aber auch die von DENISSENKO in der „Umhüllungsmembran“ des ausgebildeten Pectens dargestellten Kerne auf „Reste der ectodermalen Pectenellen“ zurückzuführen sein.

Auf diese von BERND offen gelassene Frage ist durch die vorliegenden Befunde am reifen Pecten Antwort gegeben. Es kam nur noch darauf an, BERND's Resultate am embryonalen Material in diesem Sinne zu ergänzen und die Beziehungen des embryonalen Pectens zum Glaskörper zu untersuchen sowie die Gefäßentwicklung.

Ich habe meine Beobachtungen an 34 Schnittserien durch Hühnerembryonen <sup>1)</sup> im Alter von 48 Stunden bis 19 Tagen 1 Stunde gemacht. Ich greife davon diejenigen heraus, die für meine Resultate in Betracht kommen. Vorausschicken will ich, daß auch ich beim Konservieren gleichalter Stadien die von anderen gemachte Beobachtung bestätigt fand, daß die Entwicklung der verschiedenen Individuen recht verschieden weit fortgeschritten war und daß meine Beobachtungen in der Zeitangabe von denen anderer Autoren abwichen. Es mag das teils mit der Rassenverschiedenheit der Hühner zusammenhängen, teils mit dem Umstande, daß auch der sorgfältigst beobachtete Brutapparat leichten Schwankungen unterworfen ist. Die genaue Altersangabe der einzelnen Embryonen darf also als Maßgabe für das Stadium der Entwicklung nicht überschätzt werden.

Wenden wir uns jetzt den aus den Schnittserien gewonnenen Resultaten zu.

58 Stunden. Mit der primitiven Augenbecherarterie <sup>2)</sup> dringen Mesodermzellen in die sekundäre Augenblase ein. Sie kommen teils zusammenhanglos als freie Zellen im Glaskörperraum vor, teils dienen sie zur Bildung der einfachen Gefäßwand. Diese Zellen gibt auch PARREIDT für den 3. Tag an. Da das Gefäß die Linsenanlage noch nicht erreicht, liegt der distale Teil der Augenblasenspalte noch mesodermfrei da. — Anschließend an die Mesodermzellen der Gefäßwand bildet sich von jetzt ab eine Mesodermleiste, der „Mesodermkeil“ BERND's. Sie scheint durch Proliferation dieser Zellen zu entstehen, da auch auf den jüngsten Stadien dort Mitosen zu beobachten sind. Die Mesodermzellen stehen schon hier in engster Beziehung zum Glaskörper. Für ein nur wenig älteres Stadium (61 Stunden) zeigt Fig. 16 diese Verhältnisse. Es ist da deutlich

1) s. den Abschnitt: Material und Technik.

2) s. den Abschnitt: Gefäße im embryonalen Pecten.

zu sehen, wie die Glaskörperfibrillen aus den Zellen austreten, sowohl aus dem mesodermalen am Gefäß wie aus den ectodermalen der Retina (links). Die so in nächster Nachbarschaft nebeneinander aus den verschiedenen Keimblättern hervorgegangenen Fibrillen unterscheiden sich nicht voneinander und gehen beide in das Fibrillengerüst des Glaskörpers über. Den Austritt der Fibrillen aus den Zellen der embryonalen Retina veranschaulicht Fig. 17 noch besser, aus dem der Pectenanlage gegenüberliegenden Gebiet des inneren Augenblasenblattes. Die Fibrillen treten aus Zellkegeln aus, wie TORNATOLA, VAN PÉE und WOLFRUM sie für die gleichen Verhältnisse bei Säugerembryonen angeben. Wieviel bei dieser Kegelbildung freilich beim vorliegenden Embryo auf Rechnung der FLEMMING-Fixierung zu setzen ist, muß wiederum dahingestellt bleiben. Daß es sich jedoch bei der Glaskörperstruktur nicht um Flüssigkeitsgerinnsel handelt, zeigt der Vergleich mit dem Lumen des Hirnbläschens in derselben Serie, dessen geronnener Inhalt ganz anders aussieht.

Von dem Augenblick an also, wo die Mesodermzellen in die sekundäre Augenblase gelangen, beteiligen sie sich an der Bildung des Glaskörpers. Diese geht zu gleicher Zeit auch von den Zellen des inneren Blattes aus. Auch die freien Mesodermzellen, die sich auf allen Entwicklungsstadien im Glaskörperraum finden, sind ebenso durch Fibrillen mit dem Glaskörper verbunden.

Mit 3 Tagen 22 $\frac{1}{2}$  Stunden hat das Mesoderm über dem Gefäß bereits so an Menge zugenommen, daß es im Schnitt als kleines Dreieck erscheint, auch hier stets deutliche Fibrillen in den Glaskörper ausstrahlen. In den Augenblasenstiel sieht man bereits Nervenfasern von den nächstgelegenen Teilen der inneren Augenbecherwand einwandern.

Bei 4 Tagen 1 Stunde findet zum erstenmal das Verwachsen der Spaltenränder über dem Mesoderm und dem Gefäß innerhalb der Spalte statt, d. h. die ersten Anfänge des Pectens werden angelegt (Fig. 18). Das geschieht unmittelbar hinter dem Übergang des Augenblasenstiels in die sekundäre Augenblase. Das Mesoderm ist hier so flach, daß ein Aufwölben der Spaltenränder an ihm nicht nötig ist; sie gehen glatt ineinander über. Die Nervenfaserverwicklung, die von proximal nach distal fortschreitet, ist noch nicht bis hierher vorgedrungen. Nach 4 Schnitten weichen die Spaltenränder wieder auseinander und lassen das Mesoderm hindurchtreten, auch hier ohne sich an ihm aufzuwölben. Das Mesoderm

bildet über dem Gefäß einen bereits ansehnlichen dreieckigen Aufsatz. Fig. 19 zeigt ihn aus dem distaleren Abschnitt, der nicht mit in den Aufbau des Pectens aufgenommen wird. Wiederum sieht man die Beziehungen zum Glaskörper, sowohl des Mesoderms als auch des Ectoderms (links).

In den folgenden Stadien — 4 Tage 3 Stunden, 4 Tage 12 Stunden, 4 Tage 13 Stunden — streckt sich der Mesodermkeil im proximalen Teil stark in die Höhe. Auch der strahlt nach allen Seiten hin Glaskörperfibrillen aus. Der Ectodermtunnel wächst weiter vor, ist aber noch nach wie vor flach. Auch von ihm gehen Glaskörperfibrillen aus, hier wie auch auf allen späteren Stadien, so daß die Überwachsung des Mesodermkeiles durch das Ectoderm für die Glaskörperbildung keinen Unterschied macht.

Bei ungefähr 5 Tagen ist der Mesodermkeil bereits langgestreckt. Sein Gewebe ist fester als das im darunter gelegenen Mesoderm, und die Kerne zeigen vielfach Mitosen. Es findet also Wachstum durch eigene Proliferation statt, nicht durch Zuzug aus den Kopfplatten, was KESSLER und BERND unentschieden ließen. Im mittleren Teil entwickelt sich der leistenförmige Aufsatz (KESSLER, BERND), der im Schnitt als knopf- bis spindelförmige Verdickung erscheint (Fig. 20). Auf späteren Stadien entstehen in dieser Verdickung die zahlreichen Hyaloidgefäße.<sup>1)</sup> Hier ist sie noch eine kompakte Zellenmasse, die sich lebhaft an der Produktion von Glaskörperfibrillen beteiligt. Dasselbe tun die freien Mesodermzellen (Fig. 20) und die Spaltenränder. Letztere sind hier schon leicht aufgebäumt, und der Ectodermtunnel ist etwas gewölbt. Doch auch dieser Vorgang ist von der Fixierungsflüssigkeit abhängig und tritt bei FLEMMING-Material schärfer hervor. — Zahlreiche Mitosen zeigen auch auf diesem Stadium an, daß beim Verschmelzungsprozeß der Spaltenränder eine lebhafte Zellvermehrung stattfindet. Jedoch sind nicht beide Spaltenränder gleichmäßig daran beteiligt, sondern der eine, der rostrale, wächst stärker vor (Fig. 21 u. 22). Seine Mächtigkeit nimmt namentlich an der gegen das Mesoderm gerichteten Seite zu. In den mehr proximal gelegenen Schnitten (Fig. 21) sieht man diesen Teil von Nervenfasern durchzogen. Sie kommen von der Retina und ziehen sich zum noch weiter proximal gelegenen Augenblasenstiel.

Dieses hier erst angedeutete ungleiche Verhalten der Spalten-

---

1) s. den Abschnitt über Gefäße im embryonalen Pecten.

ränder gelangt in späteren Stadien zu ausgeprägter Entwicklung. Fig. 23 zeigt es am Embryo von 7 Tagen 1 Stunde. Dort tritt die stärkere, lappenartige Verdickung des rostralen Spaltenrandes gegenüber dem kaudalen scharf hervor. Da der Schnitt ziemlich weit distal liegt innerhalb der Serie, sind die Nervenfasern hier erst schwach entwickelt. Sie nehmen jedoch wieder den typischen Verlauf von der Retina durch das Verschmelzungsgebiet der Spaltenränder an der Pectenbasis in diese zwei unteren, noch durch Mesoderm getrennten Ectodermklappen. Weiter distal (Fig. 24) sind diese Ectodermklappen noch an beiden Seiten gleich mächtig, und der Mesodermkeil zwischen ihnen mit dem Gefäß reicht noch hoch hinauf. Die Nervenfaserbildung ist so weit noch nicht vorgedrungen. — Dasselbe Verhältnis an einem etwas jüngeren Stadium, 6 Tage  $1\frac{1}{2}$  Stunde, zeigen auch Fig. 33 u. 34 (leider sind die Schnitte etwas zerrissen). BERND beobachtet dieses Verhalten auch und bildet es in seiner fig. 5 ab, er führt jedoch diesen „Opticuszapfen“ auf den Augenblasenstiel zurück. Tatsächlich ist es bei ganz proximal gelegenen Schnitten, wo der rostrale Ectodermklappen in den Augenblasenstiel übergeht, nicht zu entscheiden, inwieweit der Augenblasenstiel an seinem Aufbau beteiligt sein könnte. Wo jedoch dieser Ectodermklappen („Opticuszapfen“) mit fortschreitender Entwicklung immer weiter distalwärts unter dem Pecten vorrückt, entstammt er dem rostralen Spaltenrande. Denn in den frühesten Embryonalstadien liegt hier die offene Augenblasenspalte, und es ist daher die Annahme näherliegend, daß ihre zur Pectenbildung sich schließenden Ränder es sind, von denen aus diese Bahn für die Sehnervenfasern, d. h. ein Teil des Opticus, angelegt wird, als daß der Augenblasenstiel bis hierher vorwuchert. Für ersteres spricht auch die Bildung eines zweiten, wenn auch viel schwächeren Ectodermklappens am anderen Spaltenrande und die dadurch bedingte Zweiteiligkeit dieses Opticusteils während der Embryonalzeit, die auf allen Stadien zutage tritt. Die eben erwähnten Figuren zeigten sie. Für eine spätere Entwicklungszeit (14 Tage  $1\frac{1}{2}$  Stunde) ist sie in Fig. 25 dargestellt, aus einem ziemlich distal gelegenen Schnitt der Serie. Diese Zweiteiligkeit schwindet ganz allmählich im Laufe der Entwicklung von proximal nach distal. Es geht das Hand in Hand mit dem Schwinden des Mesodermkeiles, der hier zwischen den beiden Teilen des Opticus liegt, wie das ja aus den Anfangsstadien des Pectens verständlich. Ob und wieweit dieses



Mesoderm dabei zur Bildung der zahlreichen Bindegewebssepten im Opticus verwandt wird, habe ich nicht verfolgt.

Das bei den Vögeln im Vergleich mit den anderen Wirbeltierklassen abweichende Verhalten des Sehnervs, der nicht in einer mehr oder weniger kreisförmigen Papille in die Retina eintritt, sondern, den Bulbus schräg durchsetzend, in der ganzen Ausdehnung des Pectens unterhalb desselben die Nervenfasern der Retina aufnimmt, ist dadurch erklärt. Denn der Sehnerv im Vogelauge geht somit nicht nur aus dem Augenblasenstiel hervor, sondern sein distaler unterhalb des Pectens verlaufender Abschnitt entwickelt sich in dem beim Verschmelzen der Augenblasenblätter gebildeten Gewebe. Wenn FRORIEP (p. 251) sagt, daß der Sehnerv bei Vögeln „einen mehr oder weniger ausgedehnten Abschnitt der Augenbecherspalte in Anspruch nimmt und diesen dadurch dauernd offen erhält“, so wäre das nach dem eben Gesagten dahin zu berichtigen, daß gerade der Sehnerv den Verschluß der Spalte bildet, da er hier innerhalb der geschlossenen Spaltenränder entsteht.

Die so viel stärkere Entwicklung des Ectodermklappens am rostralen Spaltenrande erklärt es zugleich, warum der Opticus die Bulbuswand schräg durchsetzt.

LIEBERKÜHN hat Ähnliches beobachtet und äußert sich darüber folgendermaßen: „Für die Bildung des Pecten und des im Augapfel verlaufenden Teiles des Sehnerven tritt eine Wucherung des Gewebes des Sehnerven und der Kopfplatten auf, so dass zu einer gewissen Zeit der im Bulbus verlaufende Teil dieselben sich garnicht gegen die später hier differenzierte Gefässlage der Chorioidea und gegen die Sclerotica abgegrenzt ist“ (p. 363). Die hier hinein spielende Ansicht von der mesodermalen Herkunft des Pectens bewirkt wohl diese nicht ganz klare Auffassung.

Von dem nächsten Stadium (5 Tage 11 Stunden) an wölben sich die im distalen Teil noch unverschmolzenen Spaltenränder stärker am Mesodermkeil empor. Das Verhalten der beiden Ränder ist dabei ein verschiedenes: der eine, wiederum der rostrale, wächst viel höher am Mesodermkeil hinauf. Fig. 26 zeigt es für den Embryo von 5 Tagen 11 Stunden, Fig. 27 für einen etwa 6tägigen, doch läßt es sich von jetzt ab in allen Serien bis zur völligen Ausbildung des Pectens beobachten. BERND bildet dasselbe in seiner fig. 3 ab, jedoch ohne im Text darauf einzugehen; auch auf KESSLER's tab. 3 fig. 43 tritt es hervor. Der Mesodermkeil degeneriert dabei augen-

scheinlich, worauf sein lockeres Gewebe und die in seiner Umgebung herumliegenden losgelösten Zellen hinweisen. Weiter linsenwärts sind die beiden Spaltenränder wieder von gleicher Höhe, und das hier zum Teil noch gut erhaltene Mesoderm ragt als hoher, schlanker Keil zwischen ihnen hervor, auch hier nach allen Seiten Glaskörperfibrillen aussendend.

Noch weiter distal ändert sich das. Denn dort schließt sich jetzt der Teil der Augenspalte, der nicht an der Pectenbildung beteiligt ist. Hier soll mit wenigen Worten auf die Vorgänge beim Verschluß der Augenblasenspalte überhaupt eingegangen werden. Seit BERND nachwies, daß der Pecten sich aus den sich zusammenlegenden Spaltenrändern entwickelt, ist die alte Annahme, daß die Spalte sich im Bereich des Pectens niemals schließe, hinfällig. Der Verschluß der Spalte schreitet jedoch nicht kontinuierlich, mit der Pectenbildung am Augenblasenstiel beginnend, nach vorn fort. Es müssen vielmehr, durch die Pectenbildung bedingt, zwei anfänglich getrennte Verschlußgebiete unterschieden werden. Das erste Verschlußgebiet ist das proximale, d. h. das Gebiet des Pectens, und der Verschluß geschieht hier durch die über dem Mesodermkeil verschmelzenden Spaltenränder, von proximal nach distal allmählich fortschreitend. Das zweite Verschlußgebiet ist das distale, zwischen dem Pecten und dem nach NUSSBAUM bei manchen Arten (Huhn, Fasan) offen bleibenden Ciliarteil der Spalte. Hier verschmelzen die Spaltenränder ohne Vorwölbung und Leistenbildung miteinander. Das auch hier durch die Spalte in die Augenhöhle hindurchtretende Mesoderm, welches in seinem unteren Teil schon vorher Rückbildung zeigt, wird dabei von seinem Mutterboden abgeschnürt. Der Verschluß vollzieht sich hier am 6.—7. Bebrütungstage, also noch bevor im ersten Verschlußgebiet, d. h. im Pecten, die Verschmelzung der aufgewölbten Ränder sich völlig vollzogen hat. Von diesen zwei getrennten Verschlußgebieten ist auch das Verhalten des in der ganzen Ausdehnung der Spalte angelegten Mesodermkeiles abhängig. Der proximale Teil desselben wird mit seinen Gefäßen in die Pectenanlage aufgenommen und durch die verschmolzenen Spaltenränder vom Glaskörperraum abgetrennt. Der distale Teil im zweiten Verschlußgebiet verbleibt, von seinem Mutterboden getrennt, innerhalb des Glaskörpers und wird mit den reichlich in ihm entwickelten Hyaloidgefäßen allmählich völlig rückgebildet.

Die Pectenanlage nimmt auf diesem Entwicklungsstadium

(6.—8. Bebrütungstag, untersucht an Embryonen von 5 Tagen 11 Stunden, 6 Tagen  $\frac{1}{2}$  Stunde, 6 Tagen  $10\frac{1}{2}$  Stunden, 7 Tagen — Stunde, 7 Tagen 1 Stunde) an Ausdehnung und namentlich an Höhe zu. Sein Gewebe ist von dem der Retina verschieden; es ist, wie BERND angibt, lockerer, und die Kerne sind regellos angeordnet. Der eingeschlossene Mesodermkeil ist im proximalen Teil nur noch undeutlich zu unterscheiden. Die eine Serie (6 Tage  $\frac{1}{2}$  Stunde) zeigt beim Verschmelzen der Spaltenränder insofern ein von den übrigen abweichendes Verhalten, als sie sich hier nicht über dem Mesodermkeil schließen, sondern seinen oberen Teil durch ihr Verschmelzen abschnüren. Der so isolierte Mesodermanteil löst sich auf, und seine Zellen liegen im Glaskörper zerstreut, jedoch durch Fibrillen mit ihm verknüpft (Fig. 35). — Die Nervenfaserbildung im noch zweigeteilten Opticus schreitet weiter distalwärts fort, so daß hier schon ein größerer Abschnitt des Pectens der „Mulde“ aufsitzt, welche die beiderseits von der Retina kommenden Sehnervenfasern unter ihm bilden.

In der Serie von 7 Tagen 11 Stunden ist der proximale Teil des Mesodermkeiles bereits in seiner ganzen Ausdehnung vom Ectoderm überdeckt. Im ectodermalen Gewebe beginnen feine Lücken und die ersten protoplasmatischen Ausläufer zwischen den Zellen sich zu entwickeln. Gleichzeitig beginnt die Differenzierung der Retina in ihre Schichten.

Mit 8 Tagen  $2\frac{1}{2}$  Stunden tritt zum erstenmal Pigment auf. Es liegt in spärlichen, sehr kleinen Körnchen innerhalb weniger Zellen, jedoch über den ganzen Pecten verteilt. Hier ist auch die Bildung von Nervenfaser in Retina und Opticus bis ans distale Ende des Pectens vorgedrungen, und die beiden aus der Verschmelzung der Spaltenränder hervorgegangenen Organe, Pecten und Opticus, sind dadurch histologisch voneinander unterschieden.

In den nun folgenden Entwicklungsstadien vollzieht sich nach und nach die Ausbildung des Gliagewebes und entwickelt sich das Gefäßnetz. Wie das im Ectoderm eingeschlossene Mesoderm sich verhält, geht auch aus diesen Serien nicht hervor. Die angewandten Bindegewebsfärbungen wirken auf das Gewebe der jüngeren Stadien noch nicht elektiv; wo das später der Fall, findet sich, ebenso wie beim reifen Pecten, keinerlei färberischer Hinweis auf mesodermale Elemente innerhalb des Pectengewebes. Man muß daher wohl annehmen, daß das Mesoderm hier resorbiert wird, bis etwa auf den Anteil, von dem man annehmen könnte, daß er zur Gefäßentwick-

lung verwandt wird. — Die Pigmentanreicherung nimmt stetig zu. Die Faltung beginnt mit 9 Tagen 12 Stunden, in Übereinstimmung mit KESSLER in der Mitte des bisher glatten Pectens, von da nach beiden Enden hin sich entwickelnd.

Der aus dem Aufbau des Pectens ausgeschlossene distale Teil des Mesodermkeils ist hier überall nur noch in Form eines Gefäßnetzes (*Rete mirabile hyaloideum*)<sup>1)</sup> vorhanden und in fortschreitender Rückbildung begriffen. Es sitzt meist dem Ectoderm des Pectens am oberen Rande im Distalteil der Serie einige Schnitte hindurch an; in Ausnahmefällen inseriert es an der Seite oder an der distalen Vorderfläche, was durch das Verhalten der Spaltenränder beim Verschmelzen bedingt sein mag. Zum letzten Male beobachtete ich am 17. Bebrütungstage das Haften einer kleinen Mesodermkappe am Pecten. Der Grad der Rückbildung ist individuell verschieden und zuweilen bei jüngeren Stadien weiter fortgeschritten als bei älteren. Stets jedoch steht er durch Fibrillenbildung in engster Beziehung zum Glaskörper. Dieser haftet andererseits auf diesen Stadien schon besonders fest an der Brücke des Pectens.

Der Opticus ist zuerst im distalen Teil noch zweilappig, wie die bereits besprochene Fig. 25 (14 Tage 1½ Stunden) zeigt. Nach und nach schwindet der Rest des trennenden Mesoderms, und der Opticus gewinnt seine bleibende einheitliche Form.

In den letzten Serien, 18 Tage 2 Stunden und 19 Tage 1 Stunde, entspricht das Gewebe schon dem des reifen Pectens, und an der Brücke sieht man stellenweise die Zipfelchen, aus denen im reifen Organ die Glaskörperfibrillen ihren Ursprung nehmen.

#### Zusammenfassung.

1. Während der Embryonalstadien des Pectens kann man, wie BERND nachgewiesen hat, einen Mesodermkeil und eine ectodermale Pectenanlage unterscheiden.

2. Der Mesodermkeil bildet sich bald nach der Einstülpung der sekundären Augenblase mit dem Vordringen des arteriellen Gefäßes in dieselbe und erstreckt sich über das ganze Gebiet der Augenblasenspalte.

3. Die ectodermale Pectenanlage tritt am 5. Bebrütungstage auf in Form eines „Ectodermtunnels“, welcher durch die über

---

1) s. den Abschnitt: Gefäße im embryonalen Pecten.

dem Mesodermkeil verschmelzenden Ränder der Augenblasenspalte gebildet wird. Die Bildung dieses Tunnels schreitet, an Höhe zunehmend, allmählich linsenwärts fort, bis sich die Spaltenränder im Laufe des 8. Bebrütungstages völlig über dem proximalen Teil des Mesodermkeiles geschlossen haben.

4. Das Mesoderm liegt anfangs als deutlich unterscheidbarer Keil unter der ectodermalen Deckschicht, schwindet aber bei fortschreitender Entwicklung allmählich von proximal nach distal, bis beim vollentwickelten Pecten außer den Gefäßwandungen keine mesodermalen Bestandteile mehr nachzuweisen sind.

5. Innerhalb der Augenblasenspalte sind zwei Verschlusgebiete zu unterscheiden: das proximale, wo der Verschuß durch die ectodermale Pectenanlage bewirkt wird, und das distale, das vom Pecten bis zur Ciliarspalte reicht.

6. Im distalen Verschlusgebiet wird der Mesodermkeil durch die unter ihm sich schließenden Spaltränder von seinem Mutterboden abgeschnürt und mitsamt den Gefäßen rückgebildet.

7. Sowohl die ectodermale Pectenanlage als auch der Mesodermkeil sind durch Fibrillenbildung am Aufbau des embryonalen Glaskörpers beteiligt.

8. Die Neuroglia des Pectens entstammt den beiden Blättern der sekundären Augenblase und wird durch Zellwucherung während des Verschlusses der Augenblase gebildet.

9. Diese Zellwucherung der Augenblasenblätter findet zugleich auch in der entgegengesetzten Richtung statt. Dort entsteht daraus der sich unter dem Pecten hinziehende Teil des Opticus. Der Sehnerv des Vogelauges bildet sich also nicht ausschließlich im Augenblasenstiel.

10. Pecten, Opticus und die beiden Blätter der Retina hängen somit genetisch aufs engste zusammen.

### 3. Ursprung der Gefäße im Pecten.

Über den Ursprung der Gefäße im Pecten finden sich bei verschiedenen Autoren (OWEN, BAUER, BARKOW, LEYDIG, LIEBERKÜHN, BEAUREGARD, KESSLER, MICHALCOVICS, GADOW u. A.) die dahin übereinstimmende Angabe, daß alle Gefäße des Pectens aus dem N. opticus und seiner Scheide kommen und nicht von der Chorioidea geliefert werden.

H. VIRCHOW gibt referierend an, daß das Blut, „um zum Fächer zu gelangen, zuvor durch zwei Wundernetze laufen muß“ (p. 787).

Das erste ist das vom äußeren Ast der Carotis interna gebildete Rete mirabile ophthalmicum (BAUER). Aus diesem geht außer anderen Arterien auch die Art. ophthalmica hervor, die nach BARKOW das zweite Wundernetz, das Rete mirabile pectinis, an der Außenseite des Sehnerven bildet. BARKOW nennt es (p. 316) „den wahren Anhang, die äussere Hälfte des Kammes“, weil die aus ihm entspringenden Gefäße den Sehnerv und seine Scheide durchsetzen und bis zum Pecten vordringen, wo sie sich zur Basalarterie des Pectens vereinigen. Auch nach Austritt aus dem Rete mirabile pectinis entsendet nach BARKOW die Art. ophthalmica auf ihrem weiteren Verlauf unterhalb des Sehnerven bei manchen Arten (*Ciconia alba*, *Falco apivorus*) feine Zweige durch den Sehnerv zum Fächer. BARKOW bildet unter den vielen von ihm untersuchten Arten dieses Wundernetz, das je nach der Art verschieden stark entwickelt ist, von *Podiceps subcristatus* (tab. 8 fig. 3) und von *Ciconia alba* (tab. 10 fig. 31) ab.

GADOW erwähnt nur kurz (p. 431): „Alle diese Gefäße (im Pecten) entspringen nicht aus der Chorioidea, sondern aus denen des N. opticus und seiner Scheide, d. h. aus der A. und V. ophthalmica.“

MICHALCOVICS gibt auf Grund von Injektionen an, daß „die Gefäße von den im Sehnerven verlaufenden, sowie hauptsächlich von dessen Scheide umhüllenden Gefäßen kommen“ und daß kein Zusammenhang mit den Gefäßen der Chorioidea besteht.

Am ausführlichsten behandelt BEAUREGARD die Blutzufuhr zum Pecten, die er an Schnitten durch die Augen vieler Arten untersucht hat. Er kommt zum Resultat, daß der eine Teil der arteriellen Gefäße des Pectens dem Gefäßnetz des Opticus entstammt, der andere der Art. ophthalmica. Letztere treten, nachdem sie eine Weile in der Scheide des Sehnerven verliefen, in einem bis mehreren Zweigen, je nach der Art, durch den Opticus zum Pecten. Vom Rete mirabile pectinis ist nirgends die Rede, doch läßt sich das eben Angeführte unschwer in Beziehung zu den Angaben von BARKOW bringen. — Der Abfluß des Pectenblutes geschieht in mehreren kleineren oder größeren Venen, die bei manchen Arten so voluminös werden, daß sie den Opticus als Sinus umgebend, innerhalb der Sclera liegen, bis sie letztere durchbrechen und in einen großen Venenstamm münden, der zugleich einige Zweige der Vasa vortiosa der Chorioidea aufnimmt.

Diese Verhältnisse variieren fast bei jeder Art.

Mir kam es darauf an, die embryonale Entwicklung der Gefäße im Pecten zu verfolgen. Um die Befunde an den Hühnerembryonen deuten zu können, war es notwendig, vorher die Verhältnisse im Pecten des erwachsenen Huhnes genauer zu studieren, und ich will diese, an einer Serie von Frontalschnitten durch Pecten und Opticus gewonnenen Resultate auch hier denen am embryonalen Material vorausschicken. Ich fand dabei im wesentlichen BEAUREGARD'S Angaben bestätigt, nur scheint es mir geboten, ausführlicher darauf einzugehen. Der Verlauf der Gefäße innerhalb des Fächers soll nicht behandelt werden.

Als Quelle des Pectenblutes gilt auch beim Huhn die von den Autoren angegebene Art. ophthalmica mit dem Rete mirabile pectinis an der Außenseite des Opticus. Da die Verlaufsrichtung der von dort zuführenden Gefäße im Pecten beim Opticuseintritt beginnt, so soll auch die Reihenfolge bei der Aufzählung der einzelnen herzutretenden Gefäße in dieser Richtung erfolgen (von proximal nach distal).

Es sind das dreierlei arterielle Gefäße:

1. Die ersten, an der Basis des Pectens auftretenden Gefäße kommen aus dem Gefäßnetz des Opticus. Die kleinen, in den reichlichen Bindegewebstrabekeln des Nervs verlaufenden Arterien dringen bis zum Pecten vor und vereinigen sich dort zu größeren Stämmchen, die ihren Verlauf an der Basis des Fächers, in seiner Längsrichtung, nehmen. Eines davon ist von größerem Lumen — der Anfang der Arteria pectinis, der Basalarterie des Fächers (Fig. 28).

2. Diese erhält bald darauf Verstärkung durch eine einheitliche, größere Arterie, die ich als Arterie I bezeichnen will. Sie entstammt dem Rete mirabile pectinis und nimmt nicht am Gefäßnetz des Opticus teil, sondern verläuft eine Strecke weit (36 Schnitte à 10  $\mu$ ) an seiner Außenseite in dem Bindegewebe. Dann durchquert sie den Opticus, etwa auf der Höhe des Winkels eintretend, den Chorioidea und Sclera miteinander bilden (Fig. 28), und mündet in die Arteria pectinis. Diese wird durch diesen Zufluß nur wenig voluminöser und scheint sich streckenweise zu verzweigen, da zuweilen mehrere kleinere Lumina im Querschnittsbild erscheinen.

3. Die Hauptmenge des arteriellen Blutes wird dem Pecten erst etwa in seiner Mitte von einer zweiten, bedeutend stärkeren Arterie, der Arterie II, zugeführt. Sie verläuft gleichfalls zuerst an der Außenseite des Sehnerven in dem Bindegewebe, aber eine größere

Strecke weit (durch 75 Schnitte à 10  $\mu$ ) und fällt durch ihre sehr viel stärkere Wandung auf (Fig. 29). Dann durchbricht auch sie, eine kleinere Arterie (Fig. 29a) aus der Scheide mit sich nehmend, den Opticus als ein relativ mächtiger Stamm, um sich mit der Art. pectinis zu vereinigen (Fig. 30). Diese gewinnt dadurch bedeutend an Umfang.

Diese Arteria pectinis (Basalarterie) liegt — wie oft schon von den Autoren angegeben wurde — nicht im eigentlichen glüösen Pectengewebe, sondern in der hier recht tiefen Mulde, die von den auseinanderweichenden Sehnervenfasern gebildet wird. Von dort aus entsendet sie fortwährend Zweige in den Pecten und erscheint dadurch am distalen Ende des Pectens viel schwächer, bis sie ganz am Ende selbst in eine Pectenfalte aufsteigt.

Die von manchen Autoren (LIEBERKÜHN, LEYDIG, BEAUREGARD) angegebene Basalvene des Pectens findet sich beim Huhn nicht. Vielmehr sind es mehrere kleine Venenstämmchen an der Pectenbasis, in die sich die noch kleineren aus den Falten des Fächers kommenden vereinigen. Sie lassen sich manchmal einige Schnitte weit an der Basis des Pectens neben der Art. pectinis verfolgen, ehe sie, den Opticus durchquerend, abfließen, und könnten so eine einheitliche Basalvene vortäuschen.

Der Abfluß des Pectenblutes nimmt dreierlei Wege:

1. Hauptsächlich sind es 2 große venöse Sinus in der Opticusscheide, an den beiden Seiten des Sehnerven gelegen, die das venöse Blut des Pectens sammeln. Der an der äußeren Seite liegende ist der größere — er mag als Sinus I bezeichnet werden — und nimmt mehr Abflüsse auf. Im ganzen sind es 9 größere und kleinere Venenstämmchen, die, vom Pecten kommend, den Opticus nach und nach ganz nach Art der Arterien durchbrechen, um in die Sinus einzutreten; der erste davon fließt bald nach Eintritt der Arterie I aus dem Pecten ab (Fig. 29).

Der an der Innenseite des Sehnervs gelegene Sinus — er sei als Sinus II unterschieden — nimmt 4 kleine Venenstämmchen auf.

Beide Sinus liegen nach außen von den arteriellen Gefäßen in der Sclera. So wird auch die Art. II, während sie dort verläuft, von Sinus I umgriffen (Fig. 29).

An der unteren Opticuswand, zwischen den zwei eben genannten Sinus, liegt endlich noch ein dritter, Sinus III. Er ist weniger voluminös und empfängt nicht direkt Venen aus dem Pecten. Viel-



leicht dient er zur Aufnahme des venösen Blutes aus dem reich vascularisierten Opticus. Weiter distal scheint er mit den beiden anderen Sinus zu verschmelzen, falls die Öffnung in der sehr zarten Scheidewand nicht auf eine Zerreißung zurückgeführt werden muß. Fig. 29 u. 30 zeigen nur die Anfänge der 3 Sinus, distal sind sie weit mächtiger entwickelt.

Aus diesen Sinus findet das Pectenblut im distalen Teil seinen endgültigen Abfluß, der in mehreren aufeinanderfolgenden Stämmchen vor sich geht, in eine große Vene, die unter dem Opticus verläuft (Fig. 31 zeigt diesen Abfluß für Sinus I). KESSLER nennt sie die „große Chorioidalvene“ und bildet sie auf seiner tab. 3, fig. 46, 49 u. 50 ab. Er schildert Herkunft und Verlauf derselben wie folgt (p. 73): „Zwei von den Ciliarkörpern herkommende Venen nämlich fließen in der Gegend des distalen Endes des Pecten zu einem mächtigen Stamm zusammen, welcher in der Chorioidea eine Strecke parallel mit der Basis des Pecten medianwärts läuft, um dann etwa in der Mitte der Längsausdehnung desselben, nicht weit von der Durchbruchsstelle der Sclera durch den N. opticus durch ein besonderes Loch in der Sclera an die Aussenfläche des Bulbus zu bringen.“ — Ich habe die Angaben in betreff der zwei sie bildenden Venen am embryonalen Material (vom 13. und 14. Bebrütungstage), wo die Schnittserien durch den Bulbus in toto geführt sind, bestätigt gefunden. Hinzugefügt sei noch, daß diese zwei Venen sich durch ihre Mächtigkeit vor allen anderen Chorioideagefäßen auszeichnen und bis weit hinauf in der Gegend des Corpus ciliare sich verfolgen lassen, wo sie sich aus der Vereinigung kleinerer Venen zu bilden scheinen. Vielleicht handelt es sich hier um die zwei Venen, die VIRCHOW als charakteristisch für die Chorioidea des Wirbeltierauges angibt.

Während des Verlaufs dieser großen Chorioidalvene unterhalb des Opticus finden sich zwischen ihr und den benachbarten Chorioideagefäßen, in Übereinstimmung mit BEAUREGARD's Angaben, nach beiden Seiten hin Verbindungen statt, im ganzen etwa 8mal. Sie ist somit vollständig als zum System der Chorioidea gekennzeichnet. Und wenn von den arteriellen Gefäßen des Pectens mit Recht gesagt werden darf, daß sie in keinem Zusammenhang mit den Gefäßen der Chorioidea stehen, so gilt das von den venösen Gefäßen keineswegs.

2. Gegen das distale Ende des Pectens hin, wo die Masse des Opticus schon gering ist, nehmen zwei aus den Pecten kommende

Venen den Weg nicht direkt durch die Sclera und die Sinus zur Chorioidalvene, sondern mit einem Umweg durch die Chorioidea. Von dort aus jedoch treten sie vereinigt und einige Chorioideagefäße mit sich nehmend durch die Sclera hindurch, um auch in die große Chorioidalvene zu münden.

Der durch seine oben erwähnten Abflüsse bedeutend zusammengeschrumpfte Rest der vereinigten Sinus — vielleicht handelt es sich hier nur noch um Sinus III — findet seinen letzten Abfluß gleichfalls nach der Chorioidea hin. Auf beiden Seiten gibt er Zweige ab, die die Sclera durchbrechen und in die Chorioidea eintreten. Der Zweig, der nach der Außenseite des Opticus hinzieht, mündet in der Chorioidea in eine der beiden eben erwähnten Pectenvenen und mit ihr somit nachher auch in die große Chorioidalvene. Der andere, zur Innenseite hin, macht selbständig einen Umweg durch die Chorioidea, um jedoch auch durch die Sclera hindurchtretend in der großen Chorioidalvene anzukommen.

3. Ganz am distalen Ende des Pectens findet endlich noch ein Abfluß statt. Nach dem Schwinden des Opticus liegt hier die Chorioidea direkt unter dem Pecten, und die betreffende Vene tritt unmittelbar unter der Basis des Pectens zwischen die Chorioideagefäße. Ihren weiteren Verlauf zeigt die Serie nicht mehr.

#### 4. Gefäße im embryonalen Pecten.

Über die Gefäße im embryonalen Pecten fand ich ausführlichere Angaben bei BEAUREGARD, KESSLER und BERND.

Nach BEAUREGARD beginnt die Pectenanlage zwischen dem 4. und 5. Bebrütungstage. Er findet zur selben Zeit Gefäße im embryonalen Chorioideagewebe unterhalb der Augenblasenspalte. Ein Vordringen derselben in die Spalte kann er nicht beobachten, er schließt es jedoch aus dem gefäßartigen Aussehen des Mesodermkeiles im Schnitt. Ferner findet er am frischen Totalpräparat am distalen Ende des embryonalen Pectens eine Basalarterie, von der aus ein Geflecht von 2—3 Gefäßen in den Glaskörper aufsteigt und sich zu einem größeren Stamm, der Arteria hyaloidea, vereinigt, die bis zur Linse vordringt. — Für den 8. Bebrütungstag gibt BEAUREGARD in der Mulde der Sehnervenfaser an der Basis des Pectens den Querschnitt eines Gefäßes an. Im Pectengewebe sind noch keine Gefäße entwickelt außer dem an der Basis des distalen Teiles schon am 5. Tage beobachteten, aus dem die Art. hyaloidea hervorgeht. Jetzt finden hier kleine sackartige Vorstülpungen zwischen den ein-

zeln Hyaloidgefäßen statt, die als sprossende Gefäße gedeutet werden und den Schluß ergeben, daß das Gefäßnetz des Pectens aus dem Netz der Art. hyaloidea entspringt. Am 9.—12. Bebrütungstage sind keine Gefäße im Pecten, bis auf die oben geschilderten. Die Hyaloideagefäße, „destinés au cristallin“, streben jedoch eine Loslösung vom Pecten an. Vom 9.—18. Tage schwindet die Art. hyaloidea durch vollständige Rückbildung, und die Pectengefäße entwickeln sich, so daß am 19. Tage die Masse des Pectens fast ganz aus Gefäßen besteht.

KESSLER gibt das Auftreten einer Gefäßschlinge im embryonalen Auge in schon sehr frühen Entwicklungsstadien an, nämlich zur Zeit der Einstülpung der Augenblase. „Aus den Kopfplatten an der Randfläche des Hirnrohrs hervorkommend, steigt das Gefäß an der Bauchfläche des Augenblasenstiels empor, verläuft dann horizontal distalwärts, biegt unterhalb der Linse scharf um, um ventral-medialwärts wieder zu derselben Gegend zurückzulaufen, aus der es aufgestiegen war; es bildet also eine Schlinge mit einem oberen zuführenden und einem unteren zurückführenden Schenkel“ (p. 35; Fig. 4, 5, 6 A, 7 C, 8, 10 auf Taf. I).

Die nun folgenden ausführlichen Angaben beziehen sich auf etwas spätere Stadien, bei denen eine genauere Altersangabe fehlt. Der zuführende Schenkel wird aus mehreren kleinen Gefäßchen gebildet, die den im Querschnitt „dachrinnenförmigen“ (REMAK) Opticus umgeben und in der Nähe der Übergangsstelle des Stiels in der Augenblase sich in ein Stämmchen vereinigen, „welches sich hier in die Rinne des Augenblasenstiels legt und mit dieser ins Cavum der Augenblase übergeht“ (p. 36). Die Figuren von KESSLER's tab. 3 erläutern den Vorgang. — Der rückläufige Schenkel ist kein einheitlicher, sondern wird im Querschnitt von mehreren kleinen Gefäßlumina in den Kopfplatten unterhalb der Spalte repräsentiert. Der zuführende Schenkel „entsendet schon während seines Verlaufs über die Spalte feinste Zweige durch die Spalte hindurch, welche dieselbe medianwärts rückläufige Richtung einschlagen, wie der zuletzt unterhalb der Linie die Spalte durchsetzende Stamm selbst“ (p. 36). — Beim etwa 4tägigen Embryo zeigt der zuführende Schenkel eine Teilung in mehrere Zweige. Beim 5tägigen — auf dieses Stadium verlegt KESSLER die erste Pectenanlage — beginnt das allmähliche Atrophieren des distalen Teiles des zuführenden Gefäßes beim weiter fortschreitenden Verschluß der Augenblasenspalte. Der proximale Teil ist verengt, kleiner, und trägt den mesodermalen Zellzapfen.

Die Schilderung der älteren Stadien erfolgt auf Grund von Lupenbetrachtungen, und das genauere Studium des Gefäßverlaufs ist somit ausgeschlossen. Es findet sich jedoch die Schilderung und Darstellung (Textfig. IV, p. 70) des distalen, atrophierenden Teils des zuführenden Gefäßes, der sich beim 8—9tägigen Embryo als feiner Strang bogenförmig vom distalen Ende der Pectenbasis über die Verwachsungsspur der Augenblasenspalte hinzieht.

Aus dem persistierenden Teil des zuführenden Gefäßes geht nach KESSLER die Basalarterie des ausgebildeten Pectens hervor. Der Abfluß des Blutes erfolgt jedoch, dank dem Atrophieren des distalen Teils, ausschließlich in den obenerwähnten Zweigen, die der persistierende Teil schon auf frühen Embryonalstadien durch die Augenspalte in die Kopfplatten sendet. Sie geben die der Lage nach völlig entsprechenden abführenden Gefäße des erwachsenen Pectens ab. Ob die große Chorioidalvene, welche diese Abflüsse aufnimmt, aus dem abführenden Schenkel der embryonalen Gefäßschlinge hervorgeht oder nicht, erwähnt KESSLER nicht. — Bei der Frage nach der Entwicklung der Gefäße innerhalb des Pectens — ob in loco durch Differenzierung des nach KESSLER mesodermalen Zellenmaterials oder durch Seitensprossen der Basalarterie sich vollziehend — neigt KESSLER auf Grund seiner mikroskopischen Bilder zur ersteren Ansicht.

BERND baut die Deutung seiner Befunde auf KESSLER's Angaben von der Gefäßschlinge auf, wobei jedoch naturgemäß seine Auffassung der Pectenentwicklung vom Ectoderm aus ins Gewicht fällt.

Beim Embryo von 6 Tagen 15½ Stunden sieht BERND zum ersten Mal ein selbständiges, zusammenhängendes Gefäß im ectodermalen Teil des Pectens auftreten, während das zuführende Gefäß KESSLER's an den Mesodermkeil gebunden erscheint und mit diesem die Pectenanlage verläßt. Dieses Ectodermgefäß tritt beim Embryo von 7 Tagen deutlicher auf und ist linsenwärts weiter bis in den Mesodermkeil zu verfolgen. Da es sich hierbei dem zuführenden Gefäß KESSLER's nähert, hält BERND es für einen rückläufigen Ast desselben. Denn hier im Mesodermkeil liegen die beiden Gefäße nahe beisammen, und das untere, das zuführende Gefäß KESSLER's, schickt Zweige zum oberen. Opticuswärts weichen sie stark auseinander, und da der Mesodermkeil dort schon vom Ectoderm verdrängt ist, liegt das obere Gefäß bereits mitten im Ectoderm. Unter ihm treten beiderseits die Sehnervenfasern auseinander, so daß es in die so gebildete Mulde zu liegen kommt, genau wie die Basal-

arterie im ausgebildeten Pecten. In diesem Gebiet werde also ein rückläufiger Ast des ursprünglichen Basalgefäßes zum bleibenden Basalgefäß. — In den folgenden Stadien schreite die Mulde der Sehnervenfaser in ihrer Entwicklung linsenwärts fort, das Basalgefäß nebst den hier danebenliegenden Lumina umgreifend. Diese Gefäße seien (7 Tage 16 Stunden) fast bis zuletzt opticuswärts zu verfolgen. Für den 15. Tag wird zum erstenmal das Vorhandensein von Capillaren in der Mitte des ectodermalen Pectens angegeben; die schon mit 7 Tagen 6 Stunden auftretenden Lücken im ectodermalen Gewebe seien nicht mit Sicherheit als solche aufzufassen. — Über Pectenvenen findet sich nur die Bemerkung, daß in späteren Stadien ein zweites, dünnwandiges Gefäß auftritt, dessen Beziehungen zur „vermeintlichen Basalvene, die einige Autoren angeben“, jedoch offen gelassen werden. Auch ein Gefäßlumen im peripheren Mesoderm, dem Kommunikationszweig zweier dort liegender Venen angehörig, wird erwähnt, aber nicht weiter ausgelegt. — Allem nach sei es wahrscheinlich, daß die Gefäße im Pecten auf das „ursprüngliche, mesodermale Basalgefäß“ zurückzuführen sind.

Ich habe an meinen Schnittserien durch Hühnerembryonen die Entstehung der Basalarterie im Ectoderm des Pectens genauer zu verfolgen versucht. Bei der Zartheit des embryonalen Materials ist das nicht ganz leicht. Denn abgesehen von Zerreißungen und Quetschungen sind die kleinen Lumina der embryonalen Gefäße auch an gut erhaltenen Objekten wenig widerstandsfähig und, wo sie keine Blutkörperchen enthalten, oft zusammengedrückt. Daher fehlen sie in manchen Schnitten der Serie, während sie in den Nachbarschnitten deutlich vorhanden sind. Aus diesem Grunde spricht wohl auch BERND von zusammenhanglosen Gefäßen. Denn der Verlauf der Gefäße ist dadurch nicht immer lückenlos zu verfolgen, und die Sicherheit der Befunde wird beeinträchtigt.

Für die frühesten Embryonalstadien fand ich KESSLER's Angaben völlig bestätigt und habe oben schon den zuführenden Schenkel der Gefäßschlinge KESSLER's, den ich nach FRORIEP's Vorschlag (p. 246) als primitive Augenbecherarterie (Art. cupulae opticae) bezeichnen will, in Zusammenhang mit der ersten Anlage des Mesodermkeils gebracht.<sup>1)</sup> In der schon erwähnten Fig. 16 sieht man beide Schenkel der Gefäßschlinge; der Schnitt liegt nahe

---

1) S. 237.

bei der Umbiegungsstelle der Arterie in den rückläufigen Schenkel. Daß in den frühesten Stadien die Gefäßschlinge noch nicht bis zur Linsenanlage vordringt, wurde auch schon angegeben. Das Vorwücken vollzieht sich allmählich, bis etwa beim Embryo von 3 Tagen 12 $\frac{1}{2}$  Stunden die volle Strecke der Art. cupulae opticae angelegt ist. — In Fig. 18 (4 Tage 1 Stunde) sieht man diese Arterie unter den zum erstenmal verschmolzenen Spaltenrändern im Mesoderm. Sie dringt dann mit dem wieder freigewordenen Mesoderm in die Augenblasenhöhle vor und verzweigt sich, wie schon KESSLER angibt, im distal gelegenen Teil (Fig. 19). Das untere, hier in der Spalte liegende Gefäßlumen (V) gehört einem der Zweige an, welche die Art. cupulae opticae von den frühesten Stadien an zu den im Mesoderm unterhalb der Spalte verlaufenden Gefäßen sendet. Diese repräsentieren, wie auch KESSLER beobachtet, den jetzt nicht mehr einheitlichen rückläufigen Schenkel der Gefäßschlinge. Der in der Figur dargestellte Schnitt gehört dem distalen Teil des Mesodermkeils an, der nicht mit in den Pecten aufgenommen wird. Innerhalb der Pectenanlage bleibt die Art. cupulae opticae einheitlich.

Die erste Anlage der Arterie I des ausgebildeten Pectens glaube ich am Embryo von 5 Tagen 11 Stunden beobachtet zu haben. Denn ein zweites Gefäß, aus dem Mesoderm an der Außenseite der Opticusanlage kommend, nimmt seinen Verlauf in den Mesodermkeil des Pectens. Es drängt sich an der dort gelegenen Art. cupulae opticae vorbei und legt sich an die äußerste Spitze des Mesodermkeils in den Winkel zwischen den dort verwachsenden ectodermalen Spaltenrändern, ohne jedoch noch ins Ectoderm eingeschlossen zu werden. So läuft es durch den „Ectodermittunnel“ hindurch und ist distal noch eine Strecke weit innerhalb des Mesodermkeils zu verfolgen. Dann scheint es mit der unter ihm verlaufenden Art. cupulae opticae zu verschmelzen.

Der Embryo von 6 Tagen  $\frac{1}{2}$  Stunde zeigt das noch klarer. Das Verwachsen der Spaltenränder ist hier schon so weit fortgeschritten, daß jenes Gefäß, die Arterie I, eine kurze Strecke weit bereits innerhalb des Ectoderms liegt. Anfangs sieht man sie im Mesoderm bei der zweiteiligen Opticusanlage verlaufen (Fig. 32).<sup>1)</sup> Dann gerät sie mit dem schon stark reduzierten Mesodermkeil zwischen die beiden Opticuslappen (Fig. 33). Endlich ist sie, wenige Schnitte

1) Leider sind die Umrisse einer dieser Figuren vielfach durch Zerreißungen in den Schnitten gestört.

weiter, so hoch hinauf vorgedrungen, daß sie ganz vom auf diesem Stadium schon verschmolzenen Ectoderm umgeben ist (Fig. 37). Sie liegt hier an der Basis des Pectens und bildet somit die erste Anlage der *Arteria pectinis* innerhalb des Ectoderms. Allem Anschein nach handelt es sich hierbei um dasselbe Gefäß, das BERND mit 6 Tagen 15 Stunden auftreten sieht und das er als rückläufigen Ast des zuführenden Gefäßes deutet. Die *Art. cupulae opticae* verläuft noch im Mesodermkeil darunter. Diese ist es, aus der das stärkste und blutreichste zuführende Gefäß im vollentwickelten Pecten, nämlich die *Art. II*, hervorgeht. Das sieht man aus Folgendem. Weiter linsenwärts, wo auch der obere Teil des Mesodermkeiles noch nicht vom Ectoderm resorbiert ist, liegt die *Art. I* im obersten Teil dieses Keiles (vgl. BERND), während die *Art. cupulae opticae* nicht weit darunter verläuft (Fig. 35). Nach einer Weile vereinigen sich diese beiden Stämme, indem die *Arteria cupulae opticae* aufwärts bis zur Arterie *I* vordringt, so wie es im erwachsenen Pecten die Arterie *II* tut, und legen damit den letzten voluminösesten Abschnitt der *Arteria pectinis* an (Fig. 36). Diese verläuft hier noch innerhalb des Pectenmesoderms. Die Aufnahme ins Ectoderm geschieht erst nach und nach bei weiterem Vordringen der Verschmelzung beider Spaltenlippen und dem dabei erfolgenden Resorbiertwerden des Mesodermkeiles, bis der im voll entwickelten Organ bestehende Zustand erreicht ist.<sup>1)</sup> — Diese *Art. pectinis* gibt mehrere Zweige zu den unter ihr im Mesoderm liegenden Gefäßen ab, es sind das die Venen des reifen Pectens. In Fig. 37 ist eine solche dargestellt. Es sind das dieselben Verbindungszweige, wie sie von Anfang an zwischen der *Art. cupulae opticae* und dem rückläufigen Schenkel der Gefäßschlinge resp. den aus ihm hervorgegangenen Mesodermgefäßen bestanden haben und deren Beziehungen zu den Verhältnissen im ausgebildeten Pecten nun klar werden. Dann verläßt die *Art. pectinis* die Pectenanlage und verläuft weiter in dem Teil des Mesodermkeiles, der später rückgebildet wird. Dieser Teil ihres Verlaufes resp. der *Art. cupulae opticae* persistiert also nicht, sondern wird später beim Abschluß der Pectenanlage durchs

---

1) Es ist das, wie gesagt, nicht völlig lückenlos zu verfolgen, doch glaube ich aus dem Gesamteindruck und aus der Übereinstimmung mit dem Verhalten im Pecten des erwachsenen Huhnes diese Schlüsse ziehen zu dürfen.

völlige Verschmelzen der vorgewölbten Spaltenränder vom persistierenden Teil, der *Art. pectinis*, abgeschnürt und ganz allmählich während der Embryonalzeit mit dem Mesodermkeil rückgebildet. In der vorliegenden Serie unterliegt der Mesodermkeil bereits ein wenig dem Verfall. Die Spaltenränder des zweiten Verschlußgebietes sind verschmolzen, und die Arterie sitzt ihnen lose auf (Fig. 38). Linsenwärts findet Verzweigung statt (Fig. 39) und endlich im Ciliargebiet der Austritt durch die offene Spalte (Fig. 40).

Ich möchte diesen nicht persistierenden Teil, dem Beispiel BEAUREGARD's folgend, als *Arteria hyaloidea* bezeichnen. Es ist dieses Gefäß der *Art. hyaloidea* im Auge der Säuger auch völlig homolog, da auch diese der *Art. cupulae opticae* frühesten Embryonalstadien entstammt und ebenso normalerweise nur während der Embryonalzeit zu beobachten ist. Auch die Bedeutung dieses Gefäßes muß, gleich der der *Art. hyaloidea* der Säuger, in der Ernährung des Glaskörpers zu suchen sein.

Auf dem gegebenen Stadium (6 Tage  $\frac{1}{2}$  Stunde) ist die *Art. hyaloidea*, wie gesagt, noch einheitlich, bis auf die leichte, schon in frühen Embryonalstadien vorhandene Verzweigung nahe der Ciliarspalte. In den nun folgenden Stadien jedoch entwickelt sie bei ihrem Austritt aus der Pectenanlage ein wahres Wundernetz von Gefäßchen, das *Rete mirabile hyaloideum*. Da sie im schlanken Mesodermkeil entstehen, liegen sie meist untereinander. Fig. 41 zeigt sie für 9 Tage 2 Stunden im Glaskörper über der geschlossenen Spalte. — BEAUREGARD's Abbildungen (tab. 3 fig. 26 u. 28) und Ausführungen (vgl. oben) geben dasselbe an. Seine Auffassung geht dahin, daß die *Art. hyaloidea* zur Ernährung der Linse dient, da sie nach Beobachtungen am Totalpräparat nahe zur Linse herantritt. Ich fand im Schnitt nirgends direkte Beziehungen zur Linse. — Die Entwicklung des *Rete mirabile hyaloideum* ist individuell verschieden, ebenso wie der Grad der Rückbildung der Hyaloidgefäße, die oft bei jüngeren Embryonen weiter vorgeschritten war als bei älteren. Sie beginnt meist am distalen Teil mit der *Art. hyaloidea*, während der proximale, das Wundernetz, als ein Gewirr von degenerierenden Zellen und Blutkörperchen noch in relativ späten Stadien am oberen Teil des Pectens haftet, wie das schon bei der Rückbildung des Mesodermkeiles erwähnt wurde. Die *Art. hyaloidea* hinterläßt bei ihrem Schwinden einen deutlichen *Canalis hyaloideus* innerhalb des Glaskörpers.

LIEBERKÜHN beobachtet dieses Gefäß beim etwa 12tägigen



Hühnerembryo, bei BERND findet es keine Erwähnung. KESSLER's Angaben darüber habe ich angeführt.

Bei 6 Tagen  $10\frac{1}{2}$  Stunden und 7 Tagen 1 Stunde ist auch der Opticus unter dem proximalen Teil des Pectens schon leicht vascularisiert. Es geschieht das durch kleine Gefäßchen, die vom umgebenden Mesoderm eindringen. Einige von ihnen vereinigen sich, ziehen zum Pecten hin, verlaufen dort an seiner Basis in der von den Sehnervenfaseren gebildeten Mulde und gehen dann in die Art. pectinis über. Es ist das also das Anfangsstück der Art. pectinis, wie wir es beim Pecten des erwachsenen Huhnes gesehen haben, und diese ist somit jetzt in ihrer vollen Ausdehnung angelegt. — Mit 7 Tagen 11 Stunden treten auch die ersten deutlichen Gefäßlumina oberhalb der Art. pectinis im Pectengewebe auf. Ihren Ursprung zu verfolgen war nicht möglich, doch darf man wohl annehmen, daß sie von der Art. pectinis aus gebildet werden.

Ein späteres Stadium, 12 Tage 12 Stunden, zeigt die Verhältnisse an der Art. pectinis klar und lückenlos. Es sind dieselben wie im Pecten des erwachsenen Huhnes: das Anfangsstück der Art. pectinis durch Opticusgefäße angelegt; die Art. I, die von der Außenseite des Sehnerven her, denselben durchbrechend, diesen Teil der Art. pectinis erreicht; die Art. II, die nach längeren Verlauf an der Außenseite des Opticus etwa in der Mitte des Pectens denselben Verlauf nimmt und als letzte in die Art. pectinis mündet. Die Art. II — wie gesagt, nichts anderes als die Art. cupulae opticae, das „ursprüngliche Basalgefäß“ des mesodermalen Pectens (BERND), der zuführende Gefäßschenkel KESSLER's — scheint hier bereits völlig in das Ectoderm aufgenommen zu sein, sowohl innerhalb des Opticus als auch des Pectens, soweit man das bei der auf diesen Stadien nicht mehr durchführbaren Trennung von Mesoderm und Ectoderm annehmen darf. Der Mesodermkeil, der ursprünglich sowohl die beiden Ectodermklappen der Opticusanlage als auch die Wände des Ectodermtunnels voneinander trennt, ist also der Weg, auf welchem die Arterien I und II den Opticus durchqueren und in das Ectoderm des Pectens gelangen. — Ferner zeigt diese Serie die noch unbedeutenden Anlagen der venösen Sinus, die erst später, etwa vom 14. Tage an, eigentlich als solche bezeichnet werden können; dann die venösen Abflüsse vom Pecten her, namentlich in seinem distalen Teil; die große Chorioidealvene unterhalb des Opticus, und endlich die letzte Pectenvene, die an seinem distalen Ende den

Abfluß des Blutes besorgt und im Verlauf der Serie nicht in die Hauptvene mündet, sondern innerhalb der Chorioidea verläuft. — Das Rete mirabile hyaloideum haftet noch lose am Pecten und zieht sich, schon stark zerfallen, durch den Glaskörper. Die Art. hyaloidea ist verschwunden, einen Canalis hyaloideus hinterlassend.

Alle folgenden Serien zeigen somit nichts Neues mehr für die Gefäßbildung an der Basis des Pectens. Reste der Hyaloidgefäße sieht man noch am 17. Bebrütungstage, in den letzten Serien ist leider nicht mehr der Bulbus in toto geschnitten.

### Zusammenfassung.

1. Die Arteria cupulae opticae (FRORIEP) — der zuführenden Schenkel der embryonalen Gefäßschlinge — ist die Arterie II des vollentwickelten Pectens. Sie wird also nicht als „Mesodermgefäß“ von der Beteiligung am Gefäßverlauf im ectodermalen Pecten ausgeschlossen (BERND), sondern mitsamt dem Mesodermkeil zwischen die Augenblasenblätter aufgenommen, wobei das Mesoderm rückgebildet wird.

2. Die Arterie I tritt, unabhängig von der Art. cupulae opticae aus dem Mesoderm kommend, als dasjenige Gefäß im embryonalen Pecten auf, das sich zuerst in der eben angelegten Ectodermsschicht zeigt. Es ist das innerhalb des Ectoderms die erste Anlage der Art. pectinis. Es handelt sich bei diesem Gefäß im Ectoderm somit nicht um einen rückläufigen Ast des zuführenden Schenkels, wie BERND glaubt, sondern es entspricht die Stelle, wo diese beiden Gefäße zusammentreffen, der Mündungsstelle der Art. II in die Art. pectinis im ausgebildeten Pecten.

3. Kurze Zeit nach dem Auftreten der Art. I innerhalb des Ectoderms dringen auch die Gefäße aus dem Opticus in die Basis des Pectens vor und legen somit den proximalen Abschnitt der Art. pectinis an.

4. Die drei Gefäßanteile, aus denen sich die Art. pectinis im erwachsenen Huhn von proximal nach distal zusammensetzt — Gefäße des Opticusnetzes, Art. I, Art. II — werden also embryonal in umgekehrter Reihenfolge angelegt. Der distale Teil, die Art. II, ist als Art. cupulae opticae das ursprünglichste Gefäß. Dann wird proximal, sozusagen rückwärts anstickend, das Mittelstück durch Art. I gebildet, endlich das Anfangsstück durch die Opticusgefäße. Am 8. Bebrütungstage ist diese Anlage vollendet. Es ist also nicht ausschließlich die Art. cupulae opticae, die die

Basalarterie des Pectens abgibt, wie die älteren Autoren annahmen.

5. Man kann, was das Eindringen der Art. I und II in den Pecten anbetrifft, nicht von einem Vordringen der Gefäße ins Ectoderm sprechen, sondern von einem Vordringen des Ectoderms zu den Gefäßen. Sie werden innerhalb des Mesodermkeils angelegt und erst dadurch, daß das Mesoderm vom Ectoderm verdrängt und ersetzt wird, geraten sie in das Ectoderm.

6. Die Venen des ausgebildeten Pectens werden, wie schon KESSLER angibt, durch die Zweige angelegt, die die Art. cupulae opticae zu den Gefäßen im Mesoderm unter ihr entsendet. Aus letzteren geht die große Chorioidalvene hervor.

7. Der distale Teil der Art. cup. opt. liefert auch im embryonalen Vogelauge eine Art. hyaloidea, die ein Rete mirabile hyaloidem bildet.

### 5. Ergebnisse zur Glaskörperfrage.

Die Geschichte der Glaskörperfrage beiseite lassend, will ich kurz zusammenfassen, daß es in der Kontroverse über die Entwicklung des Glaskörpers hauptsächlich zwei Anschauungen sind, die heute im Vordergrund stehen.<sup>1)</sup>

1. Die rein ectodermale Entstehungsweise des Glaskörpers. Sie wird vertreten von TORNATOLA, RABL, FISCHEL, ADDARIO, LENHOSSEK und WOLFRUM.

2. Die aus ectodermalen und mesodermalen Elementen gemischte Entstehungsweise. Vertreter: VAN PEE, KÖLLIKER, v. SZILY, FRORIEP. —

Die meisten Forscher benutzen Säugerembryonen zum Studium der Glaskörperbildung. Vogelembryonen (Huhn, Ente) werden selten verwendet und meist für ungünstige Objekte erklärt (WOLFRUM, LENHOSSEK).

Wie aus meinen Ausführungen über die Embryonalentwicklung des Pectens hervorgeht (s. daselbst), ist im Vogelauge während der embryonalen Stadien sowohl das Ectoderm als auch das Mesoderm am Aufbau des Glaskörpergerüsts beteiligt.

Das in Frage kommende Mesoderm ist der in die Augenspalte eindringende Mesodermkeil, der zum Teil in die Pectenanlage

1) s. auch die „Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der 25. Versammlung in Leipzig, vom 23. bis 26. April 1911“, in: Anat. Anz., Ergänzungsheft zu Vol. 38, 1911, p. 81—88.

aufgenommen wird, zum Teil nach Entwicklung reichlicher Hyaloidgefäße wieder rückgebildet wird. Beide Teile sind vom Augenblick ihrer Entstehung an durch reichliche Fibrillenbildung aufs engste mit dem Glaskörper verbunden. Der distale, atrophierende Teil kommt dabei längere Zeit in Betracht, weil er im Pecten fast bis zuletzt innerhalb des Glaskörperraumes erhalten ist. Auch wo in späteren Stadien von ihm nichts als die Hyaloidgefäße erhalten ist, sieht man von ihrer Wandung aus die Fibrillen ausgehen (Fig. 38, 39 u. 40)<sup>1)</sup>, ganz in der Weise, wie WOLFRUM es bei stärkerer Vergrößerung in seinen figg. 6—8 abbildet.

Von den ectodermalen Elementen ist es außer den Retinazellen (Fig. 17) auch die ectodermale Pectenanlage, welche die Fibrillen hervorbringt. Der sich hier aufwölbende Retinaanteil scheint hier seine Fibrillenproduktion noch zu verstärken, da der Glaskörper meist am ganzen embryonalen Pecten fester haftet als an der angrenzenden Retina. Erst in späteren Embryonalstadien beschränkt sich dieses Haften auf die Brücke. — Ferner habe ich auch in den jüngsten Stadien (etwa bis zum 4. Bebrütungstage) LENHOSSEK's Linsenkegel beobachten und das Hervorwachsen der Glaskörperfibrillen aus ihnen feststellen können. Es ist somit auch dieser ectodermale Bestandteil des Auges am Aufbau des Glaskörpers beteiligt. WOLFRUM gibt an, diese Linsenkegel und die aus ihnen hervortretenden Fibrillen auch bei Tritonen und Enten gesehen zu haben; von Säugerembryonen sind sie in seinen figg. 2—4 abgebildet. WOLFRUM erklärt sie jedoch lediglich als Fixationsapparat der Linse. In betreff der Faserverbindung zwischen den Wandungszellen der Hyaloidgefäße und den Zellen der Retina sagt WOLFRUM ausdrücklich, daß es „direkte ununterbrochene Protoplasmabahnen“ sind, „die von einem Zellterritorium des Mesoderms in ein Territorium des Ectoderms verlaufen“ (p. 251, Anm. 2), und daß der Entwicklungsmodus der Fibrillen aus den Gefäßwänden genau derselbe ist wie aus der Netzhaut. Sich auf die Spezifität der Keimblätter berufend, kommt er aber trotzdem zum Resultat: „Das Mesoderm, speziell das Gefäßsystem, hat bei der Entwicklung des Glaskörpers nur nutritive Funktionen“ (p. 362).

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Hühnerembryonen sprechen also für die aus ecto-

1) Daß in fig. 41 dieser Zusammenhang nicht hervortritt, liegt an der relativ schwachen Färbung des Präparats.

dermalen und mesodermalen Elementen gemischte Entstehungsweise des Glaskörpers. Die dabei beteiligten Mesodermelemente sind: der Mesodermkeil, die Hyaloidgefäße und die freien Zellen. Die Ectodermelemente: die Retina, die Pecten-anlage und die Linse.

Es sind somit alle in der Embryonalzeit die Augenblasenhöhle begrenzenden und darin verlaufenden Elemente am Aufbau des Glaskörpers beteiligt. Es mögen gewiß die Fibrillen der Gefäße und der Linse zugleich als Fixationsapparat in Betracht kommen. Sobald aber nachgewiesen ist, daß die dort entstehenden Fibrillen in Kontinuität mit den Fibrillen der Retina treten — und das geht sowohl aus WOLFRUM'S wie aus meinen Befunden hervor —, so kann, nach meinem Erachten, weder das Mesoderm noch die Linse von der Beteiligung am Aufbau des Glaskörpergerüsts ausgeschlossen werden. Was das Mesoderm anbetrifft, so werden ja auch auf anderen Gebieten Verbindungen zwischen den verschiedenen Keimblättern angegeben. So sind von SCHUBERG u. a. Anastomosen zwischen den Zellen der Epidermis und der Cutis nachgewiesen worden, und v. SZILY findet, daß „schon frühzeitig die verschiedenen Keimblätter in höchst verwickelte Wechselbeziehungen zueinander treten“ (p. 428). Somit ist die Lehre von der Spezifität der Keimblätter allein wohl nicht Grund genug, um am mesodermalen Einbau des ectodermal sich bildenden Glaskörpers zu zweifeln (wie WOLFRUM u. a.<sup>1)</sup> es tun), wenn die Befunde deutlich darauf hinweisen. — Wie schwierig die Untersuchung des Glaskörpers ist, wird von jedem, der sich damit befaßt, hervorgehoben. Es gibt keine Methode, die ein Auseinanderhalten der mesodermalen und ectodermalen Fibrillen ermöglichte. Darum ließ sich auch nicht nachweisen, welchen Umfang der Anteil des Mesoderms am Glaskörperaufbau hat.

Wie die allgemeinen Glaskörperverhältnisse im Auge des erwachsenen Vogels liegen, habe ich nicht verfolgt, da es bei der vorliegenden Arbeit ja nur auf den Pecten ankam. Und in dieser Hinsicht hat die Untersuchung ergeben, wie oben<sup>2)</sup> ausgeführt, daß die Gliazellen der Pectenbrücke Glaskörperfibrillen produzieren.

---

1) s. H. VIRCHOW'S Diskussionsbemerkung auf dem Anatomenkongreß, bei WOLFRUM, p. 251, Anm. 2.

2) Im Abschnitt über den histologischen Bau des Pectens.

### Schluß.

Über die Funktion des Pectens gibt es die verschiedensten Theorien: der Pecten wird für einen Linsenmuskel gehalten, für eine Blendvorrichtung, für ein Ernährungsorgan des inneren Auges, für einen Regulator des inneren Druckes, für den Lieferer der Flüssigkeit zur Erhaltung des intraocularen Druckes und andere mehr. Für das Genauere hierüber verweise ich auf H. VIRCHOW'S übersichtliche Zusammenfassung (p. 825—827). Klarheit schaffen kann hier nur das physiologische Experiment. Die histologische Untersuchung hat in dieser Beziehung nur nachweisen können, daß der Pecten für den Aufbau des Glaskörpergerüsts im embryonalen sowohl als im vollentwickelten Auge mit in Betracht kommt. Wo Gefäße und Neuroglia in solcher Menge vorhanden sind, ist außerdem eine nutritive Funktion mit Sicherheit anzunehmen. Daß die Gefäße, die bei anderen Wirbeltierklassen in der Retina liegen, hier in den Glaskörperraum herausgehoben und so von allen Seiten dem Druck im Augeninnern ausgesetzt sind, spricht für RABL'S (1899) Auffassung des Pectens als Druckregulator. Denselben Gedanken legen die Untersuchungen von HESS über den Einfluß der Accommodation auf den Augendruck nahe. HESS weist nach, daß die Kontraktion der Binnenmuskulatur im Vogel- und Reptilienauge einen erhöhten Augendruck hervorruft, während das bei Säugern, Amphibien und Fischen, soweit sie untersucht, nicht der Fall ist. — Andererseits kann der Pecten durch seine Form und Größe auch nicht ohne Einfluß sein beim Einfallen der Lichtstrahlen (PETIT u. A.). Es ist somit anzunehmen, daß die Funktion des Pectens oder vielmehr seine Funktionen auf mehreren Gebieten zugleich zu suchen sind. Es ist abzuwarten, was das physiologische Experiment hier nachzuweisen imstande ist.

### Anhang.

Zum Schluß noch eine kurze Notiz über das von G. LINDSAY-JOHNSON behauptete Vorkommen eines Pectens im Auge von Säugetieren. Der Autor will auf Grund ausschließlich ophthalmoskopischer Untersuchungen bei den Nagetieren (Subungulata) und bei den Beuteltieren (ausgenommen die amerikanischen) einen „echten Pecten“ nachgewiesen haben. Bei dem Aguti seien alle „drei charakte-

ristischen Merkmale dieses Organs“ vorhanden, nämlich „ein Gewebsnetz, ein Grundhäutchen und eine dicht mit schwarzem Pigment bedeckte Zellschicht“. Die Form sei ein Kegel, dessen Basis den zentralen Teil des Sehnerven einnimmt, während die Spitze in den Glaskörper hineinragt. Bei den Beutlern seien es „alle früheren Stufen der Pectenentwicklung“, auch *Apteryx* hätte, entgegen der Angabe von OWEN, einen deutlichen Pecten, der in Größe und Lage mit dem des Aguti übereinstimme. Zahlreiche Abbildungen ergänzen den Text. Nach ihnen hat *Dasyprocta aurea*, der Gold-Aguti, den größten Pecten, den der Autor auf seiner tab. 6 fig. 19 abbildet. Daraufhin wählte ich diese Art zur Untersuchung.

Der Befund war ein völlig negativer: an Stelle des erwarteten Kegels war in der deutlich ausgeprägten physiologischen Exkavation der Papille ein starker, etwa dreieckiger Pigmentfleck vorhanden (Fig. 42). Im Längsschnitt (Fig. 43) zeigte sich ein starker pigmentführender Bindegewebsstrang in der Mitte des Opticus mit vereinzelten Gefäßen. Der Boden der physiologischen Exkavation ist kegelförmig vertieft, und innerhalb der dort liegenden glaskörperartigen Substanz sieht man Pigmenteinlagerungen und gleichfalls Gefäße.

Es ist hier also nichts vorhanden, was als ein Pecten angesehen werden könnte, und statt der kegelförmigen Erhebung findet sich eine ebensolche Vertiefung. Wenn dieser Nachweis sich auch nur auf eine einzige Art bezieht, so ist doch die Zuverlässigkeit ausschließlich ophthalmoskopischer Befunde damit in Frage gestellt.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. ABELSDORFF, G., 1910, Ueber das Verhalten des Pecten bei der Accommodation des Vogelauges, in: Arch. vergl. Ophthalmol., Vol. 1, p. 290—292.
2. ABELSDORFF und K. WESSELY, 1909, Vergl. physiol. Untersuchungen über den Flüssigkeitswechsel des Auges in der Wirbeltierreihe, 1. Teil, Vögel, in: Arch. Augenheilk., Vol. 64, Ergänzungsheft, p. 65—125.
3. ADDARIO, C., 1902, Ueber die Matrix des Glaskörpers im menschlichen und tierischen Auge, in: Anat. Anz., Vol. 21, p. 9—12.
4. ANDRE, J. et H. BEAUREGARD, 1874, Sur le peigne ou marsupium de l'oeil des oiseaux, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 79, p. 1154 bis 1157.
5. BARKOW, H., 1829 und 1830, Anatomisch-physiologische Untersuchungen, vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1829, p. 305—496 und Jg. 1830, p. 1 bis 51.
6. BEAUREGARD, H., 1876, Recherches sur les réseaux vasculaires de la chambre postérieure de l'œil des Vertébrés, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 4, p. 1 bis 158.
7. BERND, A. H., 1905, Die Entwicklung des Pecten im Auge des Hühnchens aus den Blättern der Augenblase, Diss. med. Bonn.
8. BLOCHMANN, F. und E. v. HUSEN, 1911, Ist der Pecten des Vogelauges ein Sinnesorgan?, in: Biol. Ctrbl., Vol. 31, 150—156.
9. DENISENKO, G., 1881, Ueber den Bau und die Funktion des Kammes (Pecten) im Auge der Vögel, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 19, p. 733—740.
10. DUVAL, M. et J. RÉAL Y BEIRO, 1884, Homologie du peigne des oiseaux et du corps vitré embryonnaire des Mammifères, in: CR. Mém. Soc. Biol. (8), Vol. 1, p. 679—681.



11. EBERTH, C. J., 1871 und 1872, Von den Blutgefäßen, in: Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, herausgegeben von STRICKER, p. 191—213.
12. FISCHER, A., 1900, Ueber die Regeneration der Linse, in: Anat. Hefte, Vol. 14, p. 1—256.
13. FRANZ, V., 1908 a, Der Fächer im Auge der Vögel, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. (Stuttgart), p. 167—171.
14. —, 1908 b, Das Pecten, der Fächer im Auge der Vögel, in: Biol. Ctrbl., Vol. 27, p. 449—468.
15. —, 1908 a, Versuch einer biologischen Würdigung des Vogelauges, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. (Frankfurt a. M.), p. 324—336.
16. —, 1909 b, Das Vogelauge, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat., p. 73 bis 282.
17. —, 1910, Photographien mit ultraviolettem Licht, T. 23, Vom Vogelaug, in: Arch. vergl. Ophthalmol., Vol. 1, p. 283—292.
18. FROMMELT, A., 1906, Die Entwicklung des Auges der Wirbeltiere, in: Handb. Entwicklungslehre Wirbeltiere, Vol. 2, Teil 1, Kap. 7.
19. GADOW, H., 1891, Vögel, Anat. Teil, in: BRONN, Klass. Ordn. Tier-Reich, Vol. 6, Abt. 4.
20. v. HALLER, A., 1768. Opera anatomici argumenti minora, Vol. 3, Lausanne.
21. HELD, H., 1904, Ueber den Bau der Neuroglia und über die Wand der Lymphgefäße in Haut und Schleimhaut, in: Abh. sächs. Ges. Wiss., Vol. 49, p. 199—318.
22. HESS, C., 1909, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der Accommodation auf den Augendruck der Wirbeltiere, in: Arch. Augenheilk., Vol. 63, p. 88—95.
23. IMHOF, G., 1905, Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Lumbalmarks bei den Vögeln, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 65, p. 498 bis 610.
24. JACOBY, E., 1905, Ueber die Neuroglia des Sehnerven., in: Klin. Monatsbl. Augenheilk., Jg. 43, Bd. 1., p. 67—75.
25. KALLIUS, E., 1909, Sehapparat, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 17, 1907, p. 463—530.
26. KESSLER, L., 1877, Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere, Leipzig.
27. v. KNAPE, E., 1909, Ueber die Entwicklung der Hornhaut des Hühnchens, in: Anat. Anz., Vol. 34, p. 417—424.
28. KÖLLIKER, A., 1904, Die Entwicklung und Bedeutung des Glaskörpers, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76, p. 1—25.
29. KRÜCKMANN, E., 1905, Ueber Pigmentierung und Wucherung der Netzhautneuroglia, in: Arch. Ophthalmol., Vol. 60, p. 350—368 und 452—512.

30. KRÜCKMANN, E., 1906 a, Ophthalmoskopisches und Klinisches über die Neuroglia des Augenhintergrundes, in: Ber. 32. Vers. ophthalmol. Ges. (Heidelberg), 1905, p. 52—76.
31. —, 1906 b, Ueber die Entwicklung und Ausbildung der Stützsubstanz im Sehnerven und in der Netzhaut, in: Klin. Monatsbl. Augenheilk., Jg. 44, p. 161—191.
32. v. LENHOSSEK, M., 1903, Die Entwicklung des Glaskörpers, Leipzig.
33. LEYDIG, F., 1857, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt a. M.
34. LIEBERKÜHN, N., 1872, Ueber das Auge des Wirbeltierembryo, in: Schr. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg, Vol. 10, p. 299—381.
35. LINDSAY-JOHNSON, G., 1909, Ein Versuch zur Klassifizierung der Säugetiere, Reptilien, Amphibien in Familien und Ordnungen nach den ophthalmoskopischen Erscheinungen des Augenhintergrundes und dem während des Lebens auftretenden Grade von Exophorie, in: SB. Ges. naturf. Frde. Berlin, p. 249—265.
36. MICHALCOVICS, V., 1873, Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 9, p. 591—597.
37. NUSSBAUM, M., 1901, Die pars ciliaris retinae des Vogelauges, *ibid.*, Vol. 57, p. 346—353.
38. OWEN, R., 1866, Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates, London.
39. PARREIDT, R., 1901, Beiträge zur Anatomie des Auges bei Eudypetes chrysocome und zur Entwicklung des Pectens im Vogelauge, Diss. Leipzig.
40. VAN PÉE, P., 1902, Recherches sur l'origine du corps vitré, in: Arch. Biol., Vol. 19, p. 317—385.
41. PETIT, 1738, Description anatomique de l'œil du Coq d'Inde, in: Mém. Acad. Sc. Paris, ann. 1735, p. 123—152.
42. RABL, C., 1899, Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse, 3. Teil, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, 1900, p. 1—138.
43. —, 1903, Zur Frage nach der Entwicklung des Glaskörpers, in: Anat. Anz., Vol. 23, p. 573—581.
44. RETZIUS, G., 1894, Ueber den Bau des Glaskörpers und der Zonul Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere, in: Biol. Unters. (Neue Folge), Vol. 6, p. 67—87.
45. SCHUBERG, A., 1903, Untersuchungen über Zellverbindungen, 1. Teil, in: Z. wiss. Zool., Vol. 74, p. 155—325.
46. —, 1907, Untersuchungen über Zellverbindungen, 2. Teil, *ibid.*, Vol. 87, p. 551—602.
47. v. SZILY, A., 1904, Zur Glaskörperfrage, in: Anat. Anz., Vol. 24, p. 417—428.

48. TORNATOLA, S., 1897, Origine et nature du corps vitré. Résumé de la communication faite au 12. congrès internationale de médecine de Moscou, in: Rev. gén. Ophthalmol., 14. année, p. 543—547.
  49. VIRCHOW, H., 1900, Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum von Wirbeltieren usw., in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 10, p. 720—844.
  50. WOLFRUM, 1907, Zur Entwicklung und Structur des Glaskörpers, in: Arch. Ophthalmol., Vol. 65, p. 220—266.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen wurden mit einem ZEISS'schen Mikroskop und dem ABBÉ'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe angefertigt. (Vereinzelte Abweichungen sind vermerkt.) Die Tubuslänge betrug, wo sie nicht angegeben, 170 mm; Imm. =  $\frac{1}{12}$  homogene Immersion Apert. 1,25.

<i>A. I u. II</i> Arterie I u. II	<i>K</i> Kölbchen
<i>A. c. o</i> Arteria cupulae opticae	<i>L. cr</i> Lamina cribrosa
<i>A. p</i> Arteria pectinis	<i>L. p</i> Limitans perivascularis
<i>a</i> kleine Arterie	<i>Mes</i> Mesoderm
<i>Bgw</i> Bindegewebe	<i>MesK</i> Mesodermkeil
<i>a. Bl</i> äußeres Blatt der sekundären Augenblase	<i>Mz</i> freie Mesodermzellen
<i>i. Bl</i> inneres Blatt der sekundären Augenblase	<i>Nf</i> Nervenfasern
<i>Bltk</i> Blutkörperchen	<i>Opt</i> Sehnerv
<i>Chor</i> Chorioidea	<i>P</i> Pecten
<i>Chor. V</i> Chorioidealvene	<i>Pep</i> Pigmentepithel
<i>Ect</i> Ectoderm	<i>Pig</i> Pigment
<i>End</i> Endothel	<i>Plf</i> Plasmafortsätze
<i>Fibr</i> Glaskörperfibrillen	<i>Pl. l</i> Plasmalappen
<i>G</i> Gefäß	<i>Plz</i> Plasmazipfelchen („Hütchen“)
<i>Gh</i> homogene Gefäßhülle	<i>pr. Agbl</i> Rest der primären Augenblase
<i>Gl</i> Gliazelle	<i>R</i> Retina
<i>GlF</i> Gliafußchen	<i>Rdf</i> Radiärfasern
<i>Glfsr</i> Gliafaser	<i>Scl</i> Sclera
<i>i. Glr</i> intermediärer Gliaring	<i>r. Sch</i> rückläufiger Schenkel der Gefäßschlinge
<i>Glk</i> Glaskörper	<i>r. Sp</i> rostraler Spaltenrand
<i>Hg</i> Hyaloidgefäße	<i>Sin. I, II u. III</i> Sinus I, II u. III
<i>Icell</i> Interzellularräume	<i>V</i> Vene

### Tafel 20.

Fig. 1. *Columba domestica*. Gliazellen im Pecten. Vitale Methylenblaufärbung. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

Fig. 2. *Falco tinnunculus*. Dasselbe (ohne Zeichenapparat).

Fig. 3. *Syrnium aluco*. (Subl.-Eisessig.) Gewebe des Pectens. Aus einem Frontalschnitt, 5  $\mu$ , Eosin-Häm. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3 (Einzelheiten mit Komp.-Ok. 8).

Fig. 4. *Falco tinnunculus*. (Subl.-Eisessig.) Gewebe des Pectens. Aus einem Transversalschnitt, 5  $\mu$ , Eisen-Häm. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3 (Einzelheiten mit Komp.-Ok. 8).

Fig. 5. *Syrnium aluco*. (Subl.-Eisessig.) Gewebe der Brücke. Aus einem Frontalschnitt, 5  $\mu$ , Eisen-Häm. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

Fig. 6—8. *Otus vulgaris*. Durch Maceration isolierte Gliazellen. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

Fig. 9. *Columba dom*. Zellgrenzen (Silberimprägnierung) auf der Glia-schicht über den Gefäßen. Obj. E, Ok. 3.

Fig. 10. *Columba dom*. Zellgrenzen (Silberimprägnierung) im Gliagewebe zwischen den Gefäßen. Obj. E, Ok. 3 (Einzelheiten mit Imm.).

### Tafel 21.

Fig. 11. *Columba dom*. (Gliafärbung nach FLEAND.) Gliafasern im Opticus an der Basis des Pectens („Radiärfasern“), 5  $\mu$ . Obj. E, Ok. 3 (Einzelheiten mit Imm.).

Fig. 11 a. Zeigt die aus dem Frontalschnitt in Fig. 11 dargestellte Stelle.

Fig. 12. *Syrnium aluco*. (FLEMMING.) Ein Stück von der Oberfläche der Brücke mit „Hütchen“ und „Kölbchen“. Frontalschnitt 5  $\mu$ , Eisen-Häm. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3 (Einzelheiten mit Komp.-Ok. 8).

Fig. 13. *Nisus communis*. (FLEMMING.) Austritt der Glaskörperfibrillen aus den Plasmazipfeln („Hütchen“) an den Zellen der Brücke. Frontalschnitt 5  $\mu$ , Eosin-Häm. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3, Einzelheiten mit Komp.-Ok. 8.

Fig. 14. *Nisus communis*. (ZENKER.) Plasmazipfel („Hütchen“), zum Teil mit Glaskörperfibrillen, an den Zellen der Brücke. Frontalschnitt 10  $\mu$ , Eosin-Häm. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

Fig. 15. *Falco tinnunculus*. (Sublimat-Eisessig.) Austritt der Glaskörperfibrillen aus den Plasmazipfeln („Hütchen“) an den Zellen der Brücke. Frontalschnitt 5  $\mu$ , Eosin-Häm. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

Fig. 16. Hühnerembryo von 61 Std. (FLEMMING.) Austritt der Glaskörperfibrillen aus Mesoderm und Ectoderm. Frontalschnitt 10  $\mu$ , Eosin-Häm. Obj. D, Ok. 3 (Einzelheiten mit Imm.).

Fig. 17. Hühnerembryo von 61 Std. (FLEMMING.) Austritt der Glaskörperfibrillen aus der Retina. Frontalschnitt 10  $\mu$ , Eosin-Häm. H. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 3.

Fig. 18. Hühnerembryo von 4 Tg. 1 Std. (Subl.-Eisessig.) Spaltenschluß, unmittelbar hinter dem Übergang des Augenblasenstiels in die sek. Augenblase. Konturen mit dem Zeichenapp., Gewebe schematisiert. Frontalschnitt 10  $\mu$ , Eosin-Häm. -Obj. D, Ok. 2.

Fig. 19. Hühnerembryo von 4 Tg. 1 Std. (Subl.-Eisessig.) Distaler Teil des Mesodermkeils in Beziehung zum Glaskörper. Frontalschnitt 10  $\mu$ . Obj. D, Ok. 2.

Fig. 20. Hühnerembryo von 5 Tg. 19 Std. (ZENKER.) Mesodermkeil mit spindelförmiger Verdickung in Beziehung zum Glaskörper. Frontalschnitt, 10  $\mu$ , Eosin-Häm. Obj. D, Ok. 2.

## Tafel 22.

Fig. 21—22. Hühnerembryo von ungefähr 5 Tg. (ZENKER.) Ectodermtunnel und Opticusanlage, in Fig. 21 mit Nervenfasern. Frontalschnitte aus dem proximalen Teil der Serie, 10  $\mu$ , Eosin-Häm. Obj. B (Einzelheiten mit Obj. D), Ok. 3.

Fig. 23. Hühnerembryo von 7 Tg. 1 Std. (Kal. bichr.-Eisessig.) Zweiteilige Opticusanlage. Frontalschnitt aus dem proximalen Teil der Serie. Konturen mit dem Zeichenapp., Gewebe schematisch. Obj. B, Ok. 2.

Fig. 24. Dasselbe aus dem distaleren Teil der Serie. Obj. 3, Ok. 3.

Fig. 25. Hühnerembryo von 14 Tg. 1 $\frac{1}{2}$  Std. (ZENKER.) Zweiteiligkeit der Opticusanlage. Frontalschnitt, 10  $\mu$ , Eosin-Häm. Obj. B (Einzelheiten mit Obj. E), Ok. 3.

Fig. 26. Hühnerembryo von 5 Tg. 11 Std. (ZENKER.) Stärkere Aufwölbung des rostralen Spaltenrandes. Frontalschnitt, Umriss mit Zeichenapp., Gewebe schematisch. Obj. B, Ok. 3.

Fig. 27. Hühnerembryo von ungefähr 6 Tg. (Subl.-Eisessig.) Dasselbe. Obj. B, Ok. 3.

Fig. 28—31. *Gallus dom.* (Subl.-Eisessig.) Herkunft der Pecten-gefäße (s. Text). Frontalschnitte, 10  $\mu$ , Bindegewebsfärbung nach MALLORY, Umriss mit Zeichenapp., Gewebe schematisch, Tbl. 150. Obj. A., Ok. 1.

## Tafel 23.

Fig. 32—40. Hühnerembryo von 6 Tg.  $\frac{1}{2}$  Std. (ZENKER.) Entstehung der Art. pectinis und der Hyaloidgefäße (s. Text). Frontalschnitte, Umriss mit Zeichenapp., Gewebe schematisiert, Eosin-Häm. Obj. B, Ok. 3.

Fig. 41. Hühnerembryo von 9 Tg. 2 Std. (ZENKER.) Rete mirabile hyaloideum. Frontalschnitt 10  $\mu$ , Eosin-Häm. Obj. B, Ok. 2 (Einzelheiten mit Obj. D und Ok. 3).

Fig. 42. *Dasyprocta aurea*. Totalansicht der Papille mit Pigmentfleck. Unter der Lupe.

Fig. 43. *Dasyprocta aurea*. (ZENKER.) Längsschnitt durch den Opticus, 10  $\mu$ , Bindegewebsfärbung nach BLOCHMANN. Obj. A, Ok. 2.

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Observations on *Loxogenes arcanum* Nickerson, a Trematode parasite of frogs in Minnesota.

By

**Henry Leslie Osborn.**

(Contributed from the Biological Laboratory of Hamline University,  
Saint Paul, Minn., U. S. A.)

**With Plates 24 and 2 Figures in the text.**

---

A brief account of certain points in the anatomy of *Loxogenes arcanum* NICKERSON, was published by the writer in the Zoologischer Anzeiger for May 1912, in which the occurrence of this species in the frogs of Minnesota was noted for the first time and some items in regard to the structure of the worm were reported. The species is exceedingly rare in this state having been found in only three cases, and has been encountered in only two other American localities: once in Ontario by STAFFORD (1900), encysted in the liver of the bull-frog, *Rana catesbiana*; and again by NICKERSON (1900), in the frogs of Massachusetts, encysted on the wall of the small intestine near the pylorus. NICKERSON stated that it was not found by him in the frogs of Minnesota. So very little has been placed on record in regard to this worm that it seems desirable to give an account of the observations which have been made on its habitat and the behavior of the living worm as well as a description of certain histological matters of somewhat unusual interest.

### I. Habitat.

The worm was encountered for the first time in this state in 1909 when specimens were found enclosed in cysts growing out from the wall of the urinary bladder of the common leopard frog, *Rana pipiens*. A note on this and a figure is given in the former paper (OSBORN, 1912, fig. 1). In May 1911 four specimens of the worm were found, occupying the cavity of the right horn of the urinary bladder of a 58 mm female frog. The worms were large and conspicuous dark objects, distending the thin transparent membranous wall of the bladder. They were very noticeable, so much so that it would be impossible for them to escape notice if they are at all frequent, in view of the great numbers of frogs which are used in anatomical work.

The worm was encountered for the third time in June 1911. The worms in this instance were found in the cavities of cysts

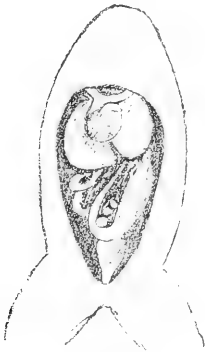


Fig. A.

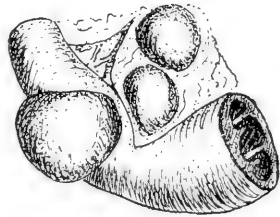


Fig. B.

Fig. A. Sketch of the coelomic viscera displayed by the removal of ventral wall, showing the pyloric region of the intestine and the three cysts in situ.

Fig. B. View of the posterior end of the stomach and the adjoining intestine and mesentery showing the cysts in detail.

located in the vicinity of the pylorus, as shown in text-figures a and b. Three cysts were found, of which the two smaller ones, each containing two worms, were located in the mesentery and the third and largest, which contained five worms, took the form of a large outgrowth of the ventral wall of the small intestine, at a point not far removed from the pylorus. The wall of these cysts



was composed of a very thick dense material, which bore considerable resemblance to that of the wall of the small intestine. Unfortunately these cysts were not preserved, so that it is not possible to determine their exact histological structure, but their position upon the intestinal wall and the resemblance in texture of their wall to that of the intestine, makes it seem very probable that they originated as saccular outgrowths of the substance of the wall of the intestine, formed for the purpose of lodging the worms, and that these had become more and more completely closed off from the cavity of the intestine and finally had separated from it altogether and drifted off into the mesentery. A careful examination was made to determine whether any connection still existed between the lumen of the intestine and the cavity of the large cyst, which still remained in intimate connection with the wall, but none could be found. All the cysts were entirely closed. NICKERSON reported that he found the same thing in the specimens from Massachusetts which he examined.

In marked contrast with this is the fact that all the European members of the Pleurogenetinae inhabit the intestinal cavity of frogs, so that they are all free living forms, while all the American members of the group have lost the free habit and live in encystment. It is quite remarkable and unusual to find a mature trematode living in encystment, indeed I do not now recall another case of this, either in the Trematodes or in the Cestodes. The meaning of this habit of *Loxogenes* is quite obscure. Encystment, a very frequent habit in this group, is usually adopted by the immature worm as a means of reaching a later host from a more primary one. But in this case the worm is mature, the coils of its uterus are filled with eggs, and eggs are found floating about freely in the cavity of the cyst. It would therefore seem as if the encystment would prevent the eggs from finding the host necessary for their development and it is difficult to imagine any way in which the encystment is advantageous to the worm.

## II. Movements of the liberated worm.

The living worm has a light creamy ground color on which the vitellarian follicles are seen anteriorly as dead white spots and more posteriorly some of the coils of the uterus are discernable as very dark brown almost black elongate masses, clustered on the right and left sides. In a living specimen, examined under very

slight compression with low magnification, it was possible, though the animal is too thick to permit of entirely satisfactory results by this method, to see much of the internal organization, the course of the uterus could be seen and followed out.

The four worms found in the urinary bladder were lying free in the cavity of its right horn. They were immediately removed to salt-solution for further examination. Under these conditions they made no movements whatever. A further examination brought out the fact that the body of each worm was encased within a very delicate membranous film, so transparent as to permit a view of its external organs which had escaped detection at a first glance. As soon as this film had been dissected away, the worms at once began to manifest a certain amount of activity, which however was limited to a single series of movements and was slow and feeble. Fig. 1 shows this series of changes passed through in succession from a to d.

When at rest the animal assumes the form a, in which the outline is cordate with the apex at the anterior end. Being a view of the dorsal surface of the animal it shows the position of the genital pore, on the left side, and the loops of the dark uterus on each side, seen through the skin. The living worms are bilaterally symmetrical, the asymmetry noticeable in the material after fixation and the action of the alcohols, see Figs. 2 and 3, are artifacts produced by unequal contractions on opposite sides of the body, not seen in the living animal. The outline drawings Fig. 1 b, c and d are taken from free hand drawings from the living and changing worm. The outline in Fig. 1 a, may be regarded as the resting form, during the observations it was the form from which the series began. From this the outline changed to b, the anterior end of the body becoming very broad and the body tapering to an obtuse point posteriorly. The body now shortened in its long axis and took the form c. Finally in d the ends are drawn toward each other, the anterior end becomes pointed again and the posterior end cordate.

The resting stage immediately follows as a result of the contractions which reduce the transverse diameter of the body and extend its long dimensions. After a brief interval this series of contractions is repeated as before.

These movements did not produce changes in the position of the worm in the water in which they were immersed; the worms remained in one place and successive waves of contraction swept

over them somewhat slowly and gradually but constantly. The movements however seem to be a coordinate series well adapted to produce locomotion in a somewhat thick pasty medium, such a medium as would be encountered in the small intestine of a frog. In the few cases which have come under my notice no movements of adhesion and no righting movements were seen.

### III. Anatomical organization.

#### a) External Features.

Views of the ventral and dorsal surfaces of a preserved specimen of *L. arcanum* are given in Figs. 2 and 3. These views show a decided asymmetry the oral sucker being pushed considerably away from the median plane toward the right side of the animal. A similar disturbance of symmetry is seen in NICKERSON's figure. The right side of the body is thus shorter than its left side. As this asymmetry is not found in the living animal, it must be an artifact produced by the fixation reagents or the alcohols. It is readily understood when one recalls the fact (OSBORN, 1900, fig. 4) that, the large and thick walled ejaculatory duct and vagina, which occupy the left side of the body, are not counterbalanced by similar organs on the right side. An examination of Figs. 2 and 3 will show that the posterior end of the body is symmetrical. A line passing through the ventral sucker and excretory pore divides the body approximately equally but anteriorly it does not pass through the oral sucker. The oral sucker lies considerably to the left of this line and it passes not far from the genital pore.

The outer surface of the body is covered everywhere with large spines. They are very conspicuous in longitudinal sections (see Figs. 12—16), where they are very deeply stained by the iron-haematoxylin, in contrast with the cuticula which remains unstained. The spines are broad and heavy at base where they have a thickness of 0,0057 mm, and slope regularly to a bluntly pointed tip, which is usually somewhat in-curved and often (Fig. 12) decidedly hooked. The length of the spines ranges between 0,02 and 0,03 mm. They are much longer than the thickness of the cuticula which averages 0,01 mm, but are placed so obliquely that they barely project beyond the surface.

The oral and ventral suckers are both small and inconspicuous.

They are of about equal size, measuring 0,25 mm in diameter. The ventral sucker is located only slightly posterior to the level of the centre of the body (see Fig. 4), which is much further forward than the position assigned to it in NICKERSON's drawing. Both of the suckers were inactive in the living worms, while they were under observation.

The position of the genital opening is shown in Figs. 3 and 4. It lies dorsally and on the left of the middle line. As pointed out in my former paper both STAFFORD (1900) and NICKERSON (1900) were in error in stating that it is ventral. In respect to this dorsal position of the pore, *Loxogenes* is quite unique. In most trematodes the opening is located in the mid-ventral line between the oral and ventral suckers, it may however have a number of other positions. In *Pleurogenes* it is lateral, the position in *Loxogenes* is a still greater deviation than that of *Pleurogenes*.

In NICKERSON's drawing of *Loxogenes* (1900, fig. 1) the terminations of the ejaculatory duct and of the uterus are represented as if one were somewhat distant from the other and as if there were two openings. This is not in accordance with the structure of my material. In surface views of the entire worm one can see that at the surface the genital opening is single, but just within the contour of the opening there is a light colored bar of tissue. This marks the boundary between the two genital ducts, which meet at the surface at a common opening. There is thus no genital atrium. The exact relations of the terminations of these ducts and their relation to the surface is best determined by means of a section passing vertically to the surface in the plane of the genital pore. Such a view is shown in Fig. 5 taken from a transverse series. At *gpo* the cuticula of the outer surface bends inward and becomes continuous with that which lines the genital passages.

#### b) Internal Features.

##### The Alimentary System.

The oral sucker lies in the extreme anterior end of the body. It is globular in form and has a diameter of about 0,2 mm. Its wall exhibits the usual muscular structure thickened by the presence of a mass of radial fibres usual to adhesion organs. The cuticle is present, it does not possess spines. The oral sucker is followed by a smaller pharynx whose wall shows the usual histological structure.

An exceedingly short gullet follows. This is in marked contrast with *D. medians* where the oesophagus is very long (Looss, 1894, fig. 36) nearly equalling the length of the intestinal coeca. The intestinal coeca are short and rather wide. They are of equal length and extend posteriorly as far as the level of the gonads, but not as far as that of the ventral sucker. The intestinal epithelium consists of very tall and slender cells, these are free from each other laterally, have nucleus at the base, there is in many a clear vacuole at the ends of the cells.

According to NICKERSON's figure of *D. arcanum* the intestinal coeca are of unequal length, the right one reaching back as far as a point posterior to the posterior limit of the ovary, and as far as the centre of the body, in my series of 250 sections the intestine ends in the 90th section of the series. The usual muscular coats are found in the wall of the intestine.

#### The Excretory System.

The excretory pore is located (Fig. 4) on the dorsal surface near the posterior end of the body. It opens from a short and narrow tubular passage which soon widens laterally as it runs forward and branches to form two wide flattened chambers, the excretory vesicles. The coils of the uterus are the only other organs which reach down into this region of the body, they are wholly ventral to the excretory vesicles. In serial sections these vesicles were traced forward, they are closely adherent to the coils of the uterus and lie some distance from the dorsal wall of the body. Anteriorly they can be traced to a point a little behind the posterior border of the testes. The posterior tubular portion of the system is lined with a thick cuticle, this disappears from the wall as it reaches the two vesicles. Posteriorly the cuticle of the median tube becomes continuous with that of the outer surface of the body at the excretory pore. This cuticle is destitute of spines, these ending abruptly as the pore is reached.

The outer end of the passage is surrounded by a remarkable sheath of cells (Fig. 4). The sections show that these cells are a continuation of the sub-cuticular cells; similar cells are indicated in NICKERSON's figure.

The walls of the vesicles are made up of very much flattened cells whose nuclei are plainly visible, and there are in addition muscular fibres. Since there are no cilia in the walls of the vesicles we must

suppose that their contents are discharged by contractions of these muscles. The ultimate capillaries and flame cells of this system have not yet been recognized.

A Y-shaped excretory bladder is found in other members of this sub-family, as for instance in *D. medians* (Looss, 1894, fig. 36) and *D. confusus* (Looss, 1894, fig. 33), and also in various non-related forms.

### The Reproductive System.

The testes lie opposite and in the level of the centre of the body. They are elliptical in outline and their margin is entire. Their maximum diameter measures about 0.4 mm. The worms found in the frog were fully matured and the testes contained great numbers of spermatozoa, and later stages of spermatogenesis. There is a large cirrus sack, which encloses both the seminal vesicle and ejaculatory duct. It lies on the left side of the body ventrally to the intestine and passes obliquely forward and outward from a point near the inner anterior border of the left testis to the genital pore. The cavity of the seminal vesicle is filled with spermatozoa. The ejaculatory duct cuticle is spinous, contrary to most trematodes. BRAUN (1893, p. 737) says on this point, „Die Geschlechts cloake erweist sich als eine mehr oder weniger tief erfolgte Einsenkung der Körperwand, welche abgesehen von dem Besitze von Stacheln, die Structurverhältnisse jener ziemlich getreu wiederholt.“ A detailed account of these spines follows later in this paper.

The ovary lies on the right side of the body, near the median line, and on the same level as the testes and between them. It is internal to the right intestinal coeca and only slightly anterior to the ventral sucker. As to outline the ovary is conical. Its apex points inward and backward. The base is slightly lobed but the lobes are not so deep and so numerous as those shown in NICKERSON's figure. The oviduct at once passes through the so-called shell gland, and communicates with the passage from the seminal receptacle and LAURER's canal. LAURER's canal passes dorsally to reach its opening at a point almost directly dorsal to the ventral sucker. The uterus crosses over to the left side of the body where its proximal loops remain. These reach forward and backward several times and finally the tube crosses posteriorly in the body to the right side where a second system of loops make up its distal end. The uterus then runs obliquely forward to the genital pore. The

outer end of the uterus is spinous as well as the ejaculatory duct, and this will be discussed later.

The vitellaria are confined wholly to the anterior end of the body. Their follicles lie in a layer near the ventral surface. They are uniformly arranged and not grouped so as to form distinct right and left organs as in *D. medians*. Posteriorly they do not extend quite to the level of the anterior borders of the testes. The follicles themselves are numerous and small, measuring about 0,09 mm by 0,06 mm. Their ducts were not recognized either in the whole animal or in sections. The very small and inconspicuous yolk-duct enters the oviduct at the shell gland.

The coils of the uterus are distended with the eggs which are immensely numerous. In addition to these many eggs had passed from the animal and were at large in the cavity of the cyst. The eggs measure 0,024 mm by 0,014 mm.<sup>1)</sup>

#### IV. On the spines of the outer ends of the genital passages, and of the cavity of the ventral sucker.

It was noted in my previous paper (1912) as a fact of unusual interest, because it is unique among trematodes, that the cuticula of the outer ends of the genital passages is clothed with spines.<sup>2)</sup> This point is of sufficient interest to receive further notice and a detailed account of this cuticle now follows.

As shown in Fig. 5 the cuticula on being infolded at once becomes very much thicker. It is thinner at the genital pore than elsewhere on the surface measuring 0,005 mm, but in the genital ducts it increases to a thickness of 0,03 mm. Spines make their appearance almost at once and continue in the cuticula throughout most of the length of the ejaculatory duct and the vagina. The structure of the wall of these organs is similar but there are certain differences in details. The wall is composed of two coats in both: an outer cuticula with the papillae and spines, next the lumen of the organ. Enclosing this coat there is a second deeper coat composed of glandular cells, placed radially around the surface coat. In addition to these there is in the male duct a distinct muscular

---

1) The measurements in my paper of 1912 p. 556 should apply to the yolk follicles and not to the ova.

2) It has recently been noted by WATSON, 1911, that spines occur in a similar location in the cestode *Gyrocotyle*.

sheath, the cirrus sack, enclosing the glandular cells (prostate gland), just mentioned.

We now turn our attention to the cuticula of the vagina. The fact that this cuticula is covered with papillae has been known since the time of NOACK who refers to them in his account (1892) of *Distomum* (now *Pleurogenes*) *clavigerum*. LOOSS (1894) shows them in his figures of the same form. The wall of the vagina in the region of the letter *v* of Fig. 5 was very carefully examined under an oil immersion objective, in sections after fixation in GILSON'S fluid and iron-haematoxylin staining. Fig. 6 is made from a camera lucida drawing from this wall. The glandular portion of the wall is merely indicated in outline on the left, the cell boundaries are not worked out and the nuclei are merely sketched in.

The cuticula is seen on the right. It presents two zones, the papillae and the deeper zone. The latter is a structureless and homogeneous material which has very little affinity for stains. It is a continuous structure without internal boundaries of any kind. It measures 0,02 mm in thickness. The papillae are direct outgrowths of this material and in height about equal its thickness. Each one arises from a broad outgrowth of the deeper zone and tapers gently to an obtuse apex. The papillae in the vagina are larger, more distinct and fewer than those in the male duct.

We pass now to notice the spines in the cuticula of the vagina. Four of these are shown in Fig. 6. A view from the spines, cut transversely, is given in Fig. 7. The section passed in the level of the deeper zone and shows the spines imbedded in a continuous unstained medium, the cuticula substance. Although these structures are located in such an unusual position, there can be no doubt as to their complete identity with the spines of the outer surface. Their relation to the cuticula is the same and their action toward the various reagents is the same. These vaginal spines measure 0,01 mm across the base and 0,03 mm in length. They become very slender and acute as they extend toward the tip. They lie almost entirely in the deeper zone of the cuticula, in some cases the tip of a spine extends out into the bases of the papilla a short distance.

A characteristic portion of the wall of the ejaculatory duct, from the region indicated by *dj* in Fig. 5, is shown in Fig. 8, which has the same magnification as Fig. 6, of the vagina. The whole thickness of the cuticula is less, being 0,025 as compared with the 0,05 mm of the vagina. The papillae are present, but they are



small at base and taper but little and are much shorter. The spines too are much smaller shorter and less tapering. They are more numerous. It is not clear that they are related to the papillae: some underlie their bases but others do not clearly do so.

Nothing can be seen in these sections which throws light on the problem of the origin of the spines. In the case of the Annelids the spines can be traced, as to their origin, to definite setigerous glands which are modifications of the epithelium which secretes the cuticle of the outer surface. But no organ for the production of the trematode spines has ever been detected. The spines in different trematodes take on very definite and characteristic forms, so that we are forced to suppose the existence, at some time in the growth of the animal, of very definite mechanisms for their production. Whatever this mechanism may be it has disappeared without leaving any traces behind it.

The physiological significance of these papillae and spines is not known. Structures which are apparently the equivalent of the papillae are found in various trematodes, thus LOOSS (1894), in *D. perlatum*, and *D. isoporum*. STURGIS (1897) saw such organs in *Distomum patellare* and called them "cilia", and I saw and reported on similar organs in *Phyllodistomum americanum* in 1903. WATSON (1911, p. 400) mentions the fact that the lining of the male duct in the cestode *Gyrodactylus* is "covered with delicate spinules", but says that the vagina is "not ciliated" which I take to mean that these structures are absent there.

#### V. Spines in the cuticula of the ventral sucker.

The cuticula of the ventral sucker is also spinous. Fig. 9 is a view from a transverse section passing in the plane of the ventral sucker. The scale shown in the lower left-hand corner of the figure is 0.01 mm. The cuticula lining the cavity of the organ is directly continuous with that of the general surface of the body. As it folds into the cavity of the sucker the spines accompany it. These spines agree in form and substance with those of the outer surface. The cavity of the ventral sucker is lined with cuticula in all trematodes, but in no other forms do the spines follow into interior of the cavity. This instance gains interest from being a solitary exception to the rule.

It is not at all easy to account for the presence of spines in this situation. Their presence would seem to be distinctly disad-

vantageous and a hindrance to the organ in the performance of the function of adhesion. They cannot well be supposed to be of advantage in the performance of that function. At the same time the histological appearance is that of a fully equipped sucker. The radial musculature is well developed, and though the organ is of small still it does not appear to have undergone any degenerative changes. If the sucker were not a functional organ we could possibly regard the spines as reversionary, since the general cuticle is so spinous and the genital passages are as well. But, though in the living animal, no movements in the ventral sucker were seen we are not justified in assuming that the organ has lost its function, and are left very much in the dark.

### VI. The sub-cuticular cells.

Students of trematode histology are familiar with the layer of cells which lies directly underneath the cuticula and muscles of the bodywall, and which may be called the sub-cuticular cells. There have been two conflicting opinions as to the origin of these cells. One group of writers, including those who have studied the matter most recently, regard them as parenchyma cells which have taken up this position parallel with the surface. They believe that the cuticle is the product of their secretory activity. A review of the literature of this subject has been recently given by PRATT (1909) in: *The American Naturalist*, which may be consulted for further details. On the other hand BLOCHMANN (1896), in his theory of the epidermal origin of the cuticle, put forward the hypothesis that the sub-cuticular cells are epidermal cells which have migrated from the surface, descending through the muscle layers, from which point they secrete the cuticula. BLOCHMANN'S ingenious view is undoubtedly more attractive on theoretical grounds, for on the other the cuticula in trematodes and cestodes would be of mesodermal origin unlike that of all other animals, but unfortunately for BLOCHMANN'S view it has no observations in its support, and all the observations as to the origin of the cuticula point to its derivation from the fibres of the parenchyma.

In *L. arcanum* there is a very definite layer of cells which constitutes a conspicuous zone directly below the body-wall. Fig. 10 gives a view of a strip across the body showing this zone in its relation with the body-wall on one side and the deeper parenchyma on the other. The parenchyma here is unusually clear and free

from cells. It is merely an open network of fibres filling in the spaces among the organs and only rarely includes in its meshes the characteristic angulated parenchyma cells. In marked contrast with this is the zone just below the surface where the "sub-cuticular" cells form a close and continuous layer, located just below the body-wall muscles.

The detailed cytological appearances of the sub-cuticular cells are very different in sections of pyloric-cyst worms from those found in worms taken from the urinary bladder. Fig. 10 is drawn from a section from one of these bladder worms. The cells are shown highly magnified in 11 and may be compared with those in Figs. 12—16, all having been magnified to the same scale. It is at once apparent that in the cells from the pyloric-cyst worms there is evidence of activities of a sort which are not taking place in the cells of bladder worms. They are thus in a resting stage. These resting cells will receive attention first.

A majority of the cells, as shown in Fig. 11 are small. Among them there are a few much larger cells, of different form and having a different affinity for stains. The small cells are the chief cells: of the layer, as one can readily see in Fig. 10. Some of these cells have a diameter of 0,01 mm, many others are smaller than that. Their contours are rounded. It is impossible to recognize a wall on the free surfaces of these cells, but a faint line can be seen between them where they touch each other. Their cytoplasm is clear and stains only very faintly. The nuclei measure 0,005 mm across, they contain a large nucleolus and fine grains of chromatine. Occasionally cells can be seen among these chief cells, in sections from the bladder-worms, which exceed the size of the cells just mentioned, but which have their characters in other respects. One of these is shown in the upper part of Fig. 11.

In addition to the chief cells, the sub-cuticular layer in bladder-worms, contains the large cells, these are cells of a different type which corresponds in every way with the true parenchyma cell. They measure often as much as 0,03 or 0,04 mm in length. Their outline is variable: some are globular, others are elongate and angular. There is no well defined wall. The cytoplasm is richly impregnated with coarse granules which show a strong affinity for iron-haematoxylin, the processes of the cells are clear and faintly stained. The nucleus is very large measuring 0,01 mm and is clear, it contains one large and conspicuous nucleolus but no chromatine. As

before stated, the parenchyma in *Loxogenes* is remarkably free from cells, those which are present are like the large cells of the sub-cuticular layer.

Turning now from the resting cells found in the sections of the bladder worms, we will next notice the details of structure shown by the sub-cuticular cells of the worms from the pyloric cysts. As already explained the fully matured worms are completely imprisoned within these cysts, whose cavities have no communication with the exterior. The sub-cuticular cells in sections of these encysted worms show remarkable differences of form and structure from the resting cells just described. These differences can readily be graded into a series showing a certain kind of activity in varying degrees. Figs. 12—16 show a few of these stages. These figures are all drawn to the same scale as the resting cells in Fig. 11. The scale shown with all the figures is 0,01 mm. The cells in all have been subjected to the same technique so that there is no escape from the conclusion that the appearances indicate real states of the cells. Sub-cuticular cells from all parts of the body give evidence of the peculiar activity now being considered, but the most advanced stages are found in cells of the dorsal region. Some cells have reached such colossal dimensions that they are very conspicuous even in magnifications no greater than that of Fig. 4.

No one can question the conclusion that the differences between these cells are stages in a process of secretion and storage, and it has seemed probable to me that the cells which I have chosen for reproduction are numbered in the order of the degree of the activity.

Many of the cells are in a stage represented by Fig. 12, in which they show great likeness to some of the chief cells of the bladder worms. A cell wall can be now seen. The total amount of cytoplasm has increased greatly, but the nucleus is still the same. A chemical change has taken place in the cytoplasm for it is rendered brown by the stain while in the cells of Fig. 11 the cytoplasm is tinged with purple. There is a difference too in the texture of the cytoplasm not indicated in the figure, it is much finer grained and more nearly homogeneous, and has lost the indications of a reticular structure which are evident in the resting cells. Moreover this brown-stained material bears a close resemblance in color and texture to that which is seen in the larger cells. We may therefore conclude that this cell is in one of the earliest stages of the process.

Figs. 13 and 14 show two cells in a later stage of this process. The cell has undergone a considerable increase of size and the cytoplasm has segregated itself away from the stored material and forms a cap at its deeper end, resting upon the rest of the material. A distinct wall can be seen. The true cytoplasm of the cell is distinctly though faintly tinged by the iron-haematoxylin. A nucleus occupies its centre. This nucleus agrees in size and structure with that of the resting cells in the bladder worm sections. One notable feature, in these cells as well as in other stages, is the tendency they show to become enlarged distally and to taper toward the body wall. They may retain a point of contact with the wall as in 12 and 14.

The segregation of the cytoplasm from the secondary material of the cell, recalls the fat cell of vertebrates, and indicates that in the living cell, the substance in a fluid which compresses the cytoplasm in a way analogous with the adipose cell. It cannot however be a fluid as thin as oil since the cells do not assume a spherical outline. It is evidently more gelatinous and denser.

Two other types of cells, in which this activity was going on, are shown in Figs. 15 and 16. For reasons which will appear in a moment, I have concluded that 15 is earlier and that 16 represents the last stage in the series. The enormous size which this cell has attained is at once seen on comparing it with the others and becomes especially striking when this cell is compared with the resting cells of Fig. 11. The cap of cytoplasm is still recognizable on the inner aspect of the mass, it has not increased greatly in volume, has the same reaction to the stain and contains a nucleus of the same size and form as before. The chief change which has taken place in this cell has been in the stored material; this has increased greatly in amount. It is also seen to be vacuolated in places, seven such vacuoles are seen in the section. A similar vacuole is seen in Fig. 14. At its outer end this cell is very irregular owing to the presence of several processes reaching out toward the surface and leaving open places between them. This tendency to reach out toward the cuticula is seen in all the sub-cuticular cells. At its upper end (in the figure) the boundary of the cell becomes uncertain and its substance encloses several nuclei some of which are surrounded by radial threads of blue-stained substance. The cell shown in Fig. 15 differs from the others, which have been described in respect to the four cells which lie at its outer end. This cell has the usual segregated and compressed cytoplasmic region with its

coloration bluish from the stain and its nucleus of the usual size and form. The remainder of the cell however is quite different. Two regions can be distinguished, an outer one subdivided into four almost separate parts and an inner region not divided but still containing several nuclei. The outer subdivisions have much the appearance of cells, each having its own centrally located nucleus, but each one of these divisions is continuous with the substance of the deeper part of the cell. There are three nuclei in the substance of the deeper part of the cell. These are surrounded by a small amount of fibrous material, which is stained bluish, which radiates out into the brown substance.

The most satisfactory interpretation of the place of these cells is to regard them as belonging a degree lower down in the series than the giant cell. That cell, see Fig. 16, gives evidence of having been formed from several cells, as shown by the nuclei scattered about in its secondary substance. This cell is quite evidently a cluster of four cells of the type of Fig. 12 which are being incorporated by an older cell in which the nucleus has become excentric. It would be impossible to suppose that cell no. 15 is a later stage than no. 16 and it does not seem necessary to suppose that they are differentiations along different directions. These sub-cuticular cells thus show marked activity in the work of fixing and retaining a certain substance.

This process of storage is not confined to dorsal sub-cuticula but takes place though in milder degree in other locations. Thus in the sections of the ventral sucker (see Fig. 9) there are many cells which are much enlarged by deposits of material which has the same appearance as the stored substance of the cells of the sub-cuticular layer. Certain cells, indicated by the letter *x* in Fig. 4, form a peculiar cluster surrounding the short passage from the excretory bladder to the exterior. These cells to contain some of this material. And even in the testis cells containing it can be recognized.

It has not been possible to make any positive determinations as to the chemical nature of the substance stored in these cells owing to the impossibility of access to supplies of living worms. Efforts to study this point upon specimens after fixation and sectioning yielded only unsatisfactory results, since the tissues had previously been exposed to so many reagents. A few experiments were made however, the results of which will now be given. The method

employed was as follows. One of the pyloric cyst worms which had been fixed in GILSON'S fluid and preserved in 80% alcohol was sectioned, after paraffine imbedding, and the sections spread out on several different slides. Each slide was then submitted to the action of a reagent whose action it was desired to study, after which it was carried up into xylol balsam in the usual manner.

The first fact to be noted is that the various alcohols and oils used in the technique do not produce any visible effect upon the structure of the material. The inference from this fact is that it is not a fat. To test this point still further sections were exposed for ten minutes to the action of sulphuric ether, but this too did not produce any change in these cells.

Sections were exposed for fifteen minutes to the action of a 1% aqueous solution of methylene blue, others for the same time to the same strength of toluidine blue and others to acid-fuchsin. The first two were deeply stained after fifteen minutes but the acid-fuchsin did not act in so short a time and was left for 24 hours, after which it was deeply stained. Sections were submitted to the action of MALLORY'S connective tissue stain and readily stained by it. All these slides were washed and carried up into balsam. In all these the stuff in the cells was readily and deeply stained. Sections were also readily stained with MALLORY'S connective tissue stain. The various anilines used stain the substance readily. In contrast with their action is that of the iron-haematoxylin, which, while it stains the cytoplasm faintly, does not influence this substance. We may perhaps conclude that the stored material is a coagulated nitrogenous substance possibly an albuminoid.

My observations upon these peculiar cells and their product end at this point. In seeking to explain this work of the cells, we recall, in the first place, the fact that it is only in the sub-cuticula of the cyst worms that it is found. Now there is a very decided difference in the natures of the environments of the bladder and the cyst worms. The bladder worms find themselves occupying a cavity which communicates directly with the exterior, so that the excretory products of their bodies need only to be discharged on the surface to be sure of removal. The cyst worms on the other hand are crowded into a cavity which is entirely closed and has no communication with the exterior. In their case consequently the excretory wastes could not be discharged from the body without vitiating the

environment in which the animal lives. These wastes could however be disposed of by confining them within the bodies of cells, storing them where they would be under metabolic control. It seems not unlikely that such is the meaning of the sub-cuticular cells.

At least two analogous cases exist, in widely separated groups, where a similar problem is solved in this same way. One of these is the case of the larval stage of the lepidopterous insects. These find themselves, during pupation, enclosed within their case, so that a discharge of the nitrogenous wastes would vitiate the environment in which they are undergoing their transformation, and accordingly the wastes is carried out and deposited in the scales, giving rise to an important feature of the adult. In an analogous way the larvae of certain prosobranchs, as for example *Fasciolaria* (OSBORN, 1904) find themselves developing within impervious chitinous egg capsules. In correlation with this fact we find the development of a very remarkable organ located directly under the velum. This peculiar sub-velar organ is made up of modified ectodermal cells which have become very much distended by an accumulation which has crowded the cytoplasm and the nucleus into the outer end of the cell where it constitutes a sort of cap between the secretion within the cell and the cavity of the egg case. (A view of the structure of these cells is given in: *American Naturalist*, Vol 38, fig. 4 on p. 874.)

We have now seen, in three cases of encystment or of conditions closely analogous with it that storage activity manifests itself in certain cells specialized for the purpose. If this storage in the sub-cuticular layer of *Loxogenes* is correlated with encystment, then we should expect to find that in related free forms the storage does not take place. We have no recent papers dealing with the histological structure of any members of the Pleurogenetinae but fortunately a paper by NOACK (1892) deals with the structure of *Pleurogenes claviger* in sufficient detail for our purpose. An examination of his figs. 4 and 8 convinces one that a sub-cuticular layer is present in *Pleurogenes* similar in character to that of *Loxogenes*. NOACK did not make a detailed study of the cells of this layer but his figures show that they were in the same stage of activity as that found in the specimens of *Loxogenes* from the frog's bladder. It is difficult to believe that NOACK could have overlooked them, if such conspicuous cells as those of Figs. 15 and 16 had been pre-



sent in large numbers in his material. None of the cells shown in his figures are comparable with those which are so general in the worms from the pyloric cysts. We may therefore conclude that the storage process does not go on in the free living *Pleurogenes*.

Saint-Paul, Minnesota, November 30, 1912.

---

## Literature.

---

- BLOCHMANN, F., 1896, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg.
- BRAUN, M., 1893, Trematodes, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich., Vol. 4.
- LOOSS, A., 1894, Die Distomen unserer Fische und Frösche, in: Biblioth. zool., Hft. 16.
- NICKERSON, W. S., 1900, Note on *Distomum arcanum* (n. sp.) in American Frogs, in: Amer. Natural., Vol. 34.
- NOACK, E. J., 1902, Die Anatomie und Histologie des *Distomum clavigerum*, Leipzig.
- OSBORN, H. L., 1903, On *Phyllodistomum americanum* (n. sp.) a new bladder distome from *Amblystoma punctatum*, in: Biol. Bull., Vol. 4, p. 252—258.
- , 1904, Amitosis in the embryo of *Fasciolaria*, in: Amer. Natural., Vol. 38.
- , 1912, On some points in the organization of specimens of *Loxogenes arcanum* NICKERSON, from Minnesota, in: Zool. Anz., Vol. 39.
- PRATT, H. S., 1909, The cuticula and sub-cuticula of the Trematodes and Cestodes, in: Amer. Natural., Vol. 43.
- STAFFORD, JOS., 1900, Some undescribed Trematodes, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Syst.
- STURGIS, M. M., 1897, Preliminary notes of *Distomum patellare*, in: Zool. Bull., Vol. 1, p. 57.
- WATSON, EDNA EARL, 1911, The genus *Gyrocotyle*, and its significance for problems of Cestode structure and phylogeny, in: Univ. California Publ. Zool., Vol. 6, p. 353—468.
-

### Explanation of the Plates.

All the figures, unless otherwise stated, are from drawings made with BAUSCH and LOMB, ABBE Camera Lucida.

<i>cir. s</i> cirrus sack	<i>pr</i> prostate unicellular glands
<i>d. j</i> ejaculatory duct	<i>s. c</i> sub-cuticula
<i>ex. po</i> excretory pore	<i>ut</i> uterus
<i>int</i> intestine	<i>vg</i> vagina
<i>mu</i> muscles	<i>vs</i> ventral sucker
<i>os</i> oral sucker	<i>vt</i> vitellaria
<i>par</i> parenchyma	<i>x</i> sub-cuticle cells at excretory pore
<i>ph</i> pharynx	

### Plate 24.

Fig. 1a, b, c, and d, free hand drawings of four successive body-outlines, from a living specimen, in salt solution, from dorsal surface. In a, the genital pore is shown, and loops of the uterus are seen through the body wall.

Figs. 2 and 3. Ventral and dorsal aspects of *L. arcanum*, drawn, with aid of Camera Lucida, from alcoholic specimens after GILSON fluid fixation. The cordate outline posteriorly, and asymmetry anteriorly, oral and ventral suckers, genital and excretory pores are seen.

Fig. 4a, b, c, and d, parts of different sections from a sagittal series from a pyloric cyst worm combined as if all were located in the same plane to show the mutual positions of some of the chief parts. Cam. Luc. ZEISS 2 D reduced  $\frac{1}{3}$ , scale in drawing = 0,1 mm. 53:1.

Fig. 5. From a transverse section in the level of the genital pore and outer ends of the ejaculatory duct and vagina, to show the relation of the linings of the genital ducts to the outer cuticula. Cam. Luc. ZEISS, oc. 2, B. and L. ob.  $\frac{1}{4}$  in reduced  $\frac{1}{2}$ , scale 0,01 mm. 150:1.

Fig. 6. A small part of the outer layer of the wall of the vagina, from the region of *v*, of figure 5, to show the papillae and spines of the cuticula, GILSON, Iron-haemat., oil immersion. Cam. Luc. scale 0,01 mm. 600:1.

Fig. 7. From a section passing in the plane of the surface and cysting the spines transversely, GILSON, etc. as in Fig. 6.

Fig. 8. View of the papillae and spines of the ejaculatory duct, region of *d. j* in Fig. 5. On the left the prostate cells and muscles of cirrus sack are shown, scale as before. 600:1.

Fig. 9. Section from a transverse series, in the level of the ventral sucker of pyloric cyst worm, to show the spines in the cuticle of the cavity of the sucker, the well developed radial musculatur and the deposits in the parenchyma cells. ZEISS 2 D, scale 0,01 mm. 200:1.

Fig. 10. A narrow strip across a transverse section from a worm from the frog's urinary bladder, to show the concentration of the sub-cuticular cells at the surface, and their scarcity in the deeper parenchyma, scale 0,01 mm. 40:1.

Fig. 11. Cuticula and underlying cells from section from worm from frog's bladder showing the resting stage of the sub-cuticular cells and one of the ordinary parenchyma cells, GILSON, Iron-haemat. Cam. Luc., oil-immersion, scale 0,01 mm. 600:1.

Figs. 12—16. Views of different sub-cuticular cells all from longitudinal sections of pyloric cyst specimens, technique etc. same as in 10, scale 0,01 mm. 600:1.

*Nachdruck verboten.*

*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Zur Kenntniss der Ganoidenthymus (*Amia calva*, *Lepidosteus osseus*).

Von

**G. Ankarsvård und J. Aug. Hammar.<sup>1)</sup>**

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität in Upsala.)

**Mit Tafel 25–26 und 5 Abbildungen im Text.**

Die Thymus der Ganoiden scheint außerordentlich wenig untersucht zu sein.

Im Jahre 1839 beschrieb STANNIUS an der hinteren Grenze der Kiemenhöhle des Störs zahlreiche vor dem Schultergürtel gelegene „schleimabsondernde“ Follikel, welche er „Folliculi branchiales“ benennt. Die Follikel waren sehr entwickelt und sollten mit sehr weiten Öffnungen an der hinteren Grenze der Kiemenhöhle längs dem oberen Teil des Schultergürtels münden.

Diese Folliculi branchiales spricht LEYDIG (1853) als „ein Äquivalent der Thymus“ an; die Lage, das äußere Aussehen und der Bau harmonieren mit der Thymusdrüse der Plagiostomen. Das Vorhandensein von Mündungen zweifelt er an.

Die Existenz solcher Mündungen wird aber von STANNIUS (1854)

---

1) Fast alle Präparate und Modelle, welche dieser Untersuchung zugrunde liegen, sind von ANKARSVÄRD angefertigt worden. Da er aber an der Fertigstellung der Arbeit durch äußere Verhältnisse verhindert wurde, ist diese von dem Unterzeichneten ausgeführt worden. HAMMAR.

aufrechterhalten. Er spricht die Vermutung aus, daß die absondernde Drüse die Stelle der Thymus vertreten könne.

Aus späterer Zeit scheint über die Ganoidenthymus keine Mitteilung vorzuliegen bis auf eine kurze Notiz in der *Polypterus*-Arbeit von POLLARD (1892). Hier wird die Thymus als eine paarige, dorsalwärts von den Kiemenspalten hinter dem Flügel des Parasphänoids gelegene Bildung beschrieben. Sie ist von weißlicher Farbe und wenig gelappt; sie scheint nicht in Portionen geteilt zu sein.

---

Das zur Untersuchung verwendete Material bestand aus Embryonen und Jungfischen von *Amia calva* und *Lepidosteus osseus*. Vom erstgenannten wurden etwa 35 verschiedene Stadien in der Größe von 4—75 mm untersucht. Bei letzterer Länge des Körpers ist der Dotter längst verschwunden, und das Individuum hat den definitiven äußeren Habitus angenommen. Die Entwicklungsreihe des *Lepidosteus* umfaßte 20 Stadien von 4—31 mm Körperlänge. Daneben standen mehrere erwachsene Individuen in der Größe von 530—725 mm zur Verfügung.

Das ganze Material wurde von der „Mendota embryological supply station“ ALB. ALLEN in Madison Wis. U. S. A. bezogen. Die Entwicklungsstadien waren in ZENKER'scher oder TELLYESNITZKY'scher Flüssigkeit fixiert und zwar meistens ganz tadellos. Die älteren Fische waren in Formalin 1:10 konserviert. Obzwar die Fixierung hier nicht ganz so gut war, so bot auch dieses Material für die allgemeine Orientierung völlig brauchbare Bilder.

Das Entwicklungsmaterial wurde nach Paraffineinbettung und zwar in Serien von 4—12  $\mu$  Schnittdicke geschnitten. Bei den älteren Individuen kam nach Entkalkung Celloidineinschluß zur Verwendung. Auch bei dieser Technik boten sie wegen der Festigkeit des angrenzenden Knochens dem Schneiden nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten dar. Dünner als 30  $\mu$  ließ sich hier nicht schneiden. Gefärbt wurde in Hämatoxylin und Eosin und mit der MALLORY'schen Kollagenfärbung mit Anilinblau. Um eine genauere Einsicht in die Lage, Form und Größe des Organs zu gewinnen, wurden bei beiden untersuchten Species verschiedene Stadien mit Hilfe der Plattenmethode rekonstruktiv untersucht.

---

Die Lage der Thymus ähnelt bei den fraglichen Ganoiden der der Teleosteorthymus recht sehr. Auch bei jenen liegt sie im epi-

branchialen Gebiet (Taf. 25 Fig. 1) der medialen Wand der Kiemenhöhle dicht an der Übergangsfalte zum Kiemendeckel, von dessen hinterstem, oberstem Teil sie überlagert wird. Bei *Amia* (Textfig. A u. B), wo die Ansätze der Kiemebogen mehr gedrunken liegen, erstreckt sich die Thymus oberhalb des Gebiets der hinteren äußeren Ansätze sämtlicher Bogen. Bei *Lepidosteus* (Textfig. C) entspricht ihre Ausdehnung hauptsächlich den fraglichen Ansätzen der zwei mittleren Kiemebogen nebst zwischenliegender Spalte.

Die Form des Organs ist bei *Amia* (Textfig. B u. D) eine rundlich-dreieckige abgeplattete Kuchenform mit unvollständiger Aufteilung in Läppchen durch einschneidende gefäßführende Bindegewebszüge. Bei *Lepidosteus* (Textfig. Ed) besitzt das Organ in seinem hinteren Teil den Charakter einer mehr länglichen Platte, welche sich vorn zu einem vertikal aufsteigenden, kräftig ausgeprägten Zapfen verdickt.

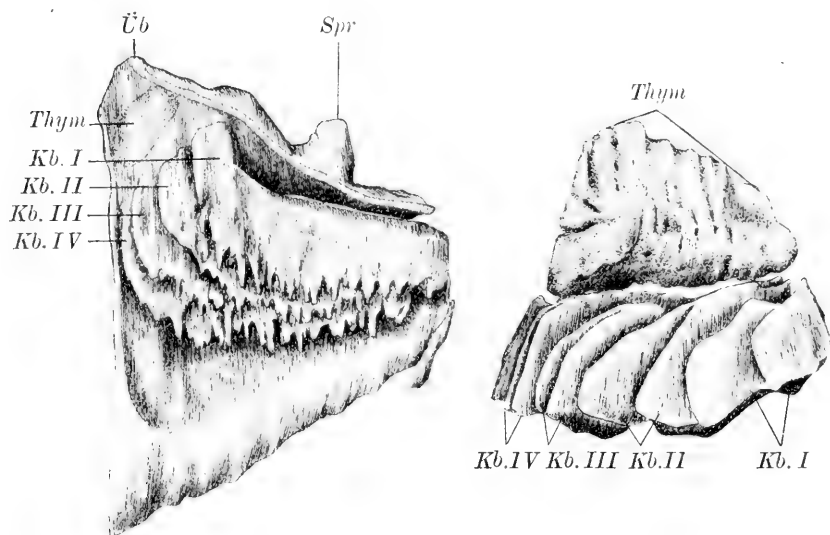


Fig. A.

Fig. B.

Fig. A. Die Innenwand der rechten Kiemenhöhle eines 12 mm langen Embryos von *Amia*. Der Kiemendeckel ist entfernt, die Kiemen nur unvollständig wiedergegeben. Nach einem Plattenmodell. 28:1. Kb. I, II, III, IV 1.—4. Kiemebogen. Thym Thymus. Spr rudimentäres Spritzloch. Üb hinteres Ende der Übergangsfalte vom Kiemendeckel zur medianen Wand der Kiemenhöhle.

Fig. B. Thymus und Kiemebogen eines 75 mm langen Jungfisches von *Amia*, von der lateralen Seite gesehen. Ungefähr 10:1. Nach einem Plattenmodell.

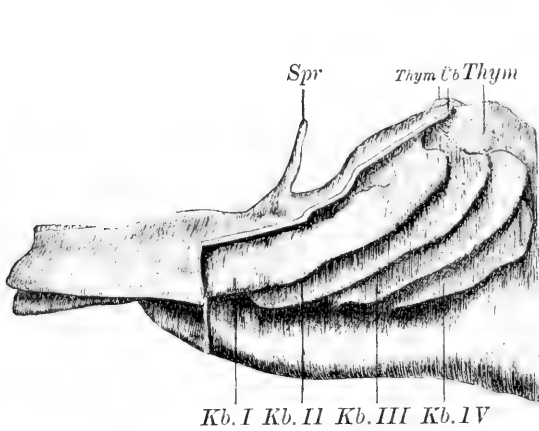


Fig. C.

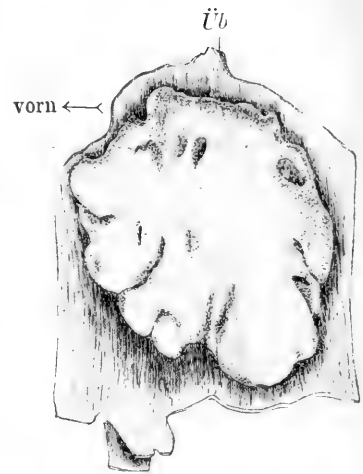


Fig. D.

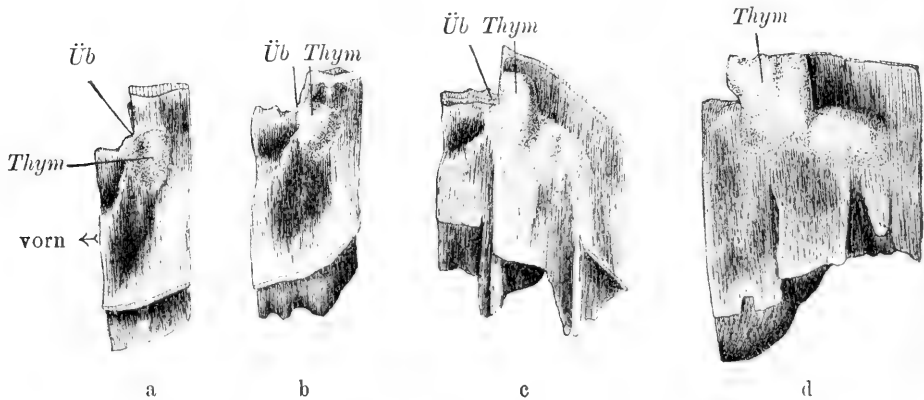


Fig. E.

Fig. C. Die Innenwand der linken Kiemenhöhle eines 22,2 mm langen Embryos von *Lepidosteus*. Der Kiemendeckel ist entfernt (rechts in der Figur), die laterale Schlundwand vorn (links in der Figur) erhalten geblieben. 28:1. Nach einem Plattenmodell. Bezeichnungen wie in Textfig. A.

Fig. D. Thymus eines 20,5 mm langen Embryos von *Amia*. Von der medialen (tiefen) Seite gesehen. Nach einem Plattenmodell. 56:1. Bezeichnungen wie in Fig. A. Der Pfeil zeigt in cranialer Richtung.

Fig. E. Umgestaltung der *Lepidosteus*-Thymus während der Entwicklung. Plattenmodelle a nach einem 14, b einem 15,5, c einem 18,7, d einem 22,2 mm langen Embryo. Von der medialen (tiefen) Seite gesehen. 28:1. Bezeichnungen wie in Textfig. A.

In einer Hinsicht weicht die Thymus der genannten Ganoiden von der der meisten Teleosteer ab. Sie ist beim ausgebildeten Tier



nicht mehr ein integrierender Teil des Oberflächenepithels, sondern in Übereinstimmung mit dem auch bei gewissen Arten von Knochenfischen (z. B. *Cyprinus carassius*) vorkommenden Verhalten trennt sich das im Oberflächenepithel angelegte Organ bald nach erfolgter Histogenese von demselben ab, wie unten näher zu berichten sein wird.

Die hier gegebene Schilderung bezieht sich für beide fraglichen Species auf die ältesten verfügbaren Jungfischstadien. Von den erwachsenen *Lepidosteus* zeigt schon das kleinste verfügbare Individuum (530 mm) eine so stark involvierte Thymus, daß man aus den schmalen, sehr auseinander gedrängten Parenchymzügen an den Schnittpräparaten keine bestimmte Totalform feststellen kann. Eine ausgeführte Plattenrekonstruktion scheint aber anzudeuten, daß auch noch in der Involutionszeit Anklänge an die oben beschriebene Organform zurückgeblieben sind.

Entwicklung. Das fragliche epibranchiale Gebiet zeigt relativ lange während der Entwicklung dieselbe Beschaffenheit wie die Umgebung. Bei *Amia* macht sich im vorliegenden Material ein Unterschied zuerst bei einer Körperlänge von 6.3 mm bemerkbar (Taf. 25 Fig. 2). Das bisher zweischichtige Oberflächenepithel wird im Thymusgebiet mehrschichtig. Es entsteht auf diese Weise eine schwache linsenförmige Verdickung. Diese wächst in der nächsten Zeit schnell sowohl an Dicke wie an Umfang, indem die bisher dicht zusammengefügtten Epithelien auseinanderrücken und eine sternförmige Gestalt annehmen. Hierdurch erhält der Thymusbezirk ein aufgelockertes Aussehen und ein von der Umgebung abweichendes Gefüge (Taf. 25 Fig. 3). Nur die oberflächlichsten, meistens etwas abgeplatteten Zellen, bisweilen auch die tiefsten cylindrischen, bleiben nun und in der Folge dichter beisammenliegend. Indem auch seitwärts in der Umgebung die Epithelien dem Wachstumsdruck konzentrisch ausweichen, wird die ganze aufgelockerte Thymusplacode gleichsam von einer Schale dichter gefügter Epithelien eingefast.

Eine solche frühe Auflockerung des Epithels kommt bei der Thymusbildung des *Lepidosteus* gar nicht vor. Noch bei Larven von 11 mm Länge ist das Epithel im Thymusgebiet zweischichtig, kaum verdickt; es hebt sich aber sowohl jetzt wie in der Folge durch die Abwesenheit der in der Umgebung zahlreich vorhandenen hellen Drüsenzellen ab. Schon jetzt lassen sich einzelne Lymphocyten in jenem Gebiet auffinden. Da der Thymusbezirk etwa bei einer Larvenlänge von 14 mm einen deutlich verdickten placodenähnlichen

Charakter angenommen hat, ist die Lymphocyteneinwanderung schon im vollen Gange (vgl. Taf. 26 Fig. 11 u. 12). Nichtsdestoweniger hat und behält hier relativ lange das Epithel sein festes Gefüge, und erst in dem Maße, wie die Infiltration fortschreitet, nimmt das Epithel der Thymus bei *Lepidosteus* den Charakter eines Thymusreticulums an.

Es repräsentieren die beiden untersuchten Ganoidenspecies demnach in betreff des Verhaltens der epithelialen Anlage je einen der beiden Typen, deren Vorkommen schon 1905 von HAMMAR (p. 29) vermerkt worden ist. Die beim Menschen vorkommende Auflockerung der epithelialen Thymusanlage durch eine schon vor der Lymphocyteninvasion erfolgende Umwandlung des Epithels in ein epitheliales Reticulum hat bei *Amia* ihr Gegenstück. Bei *Lepidosteus* hingegen gleichwie bei vielen Säugern vollzieht sich diese Umwandlung erst mit der Lymphocyteneinwanderung, was von MAXIMOW (1909) besonders hervorgehoben worden ist.

Obzwar demnach die Infiltration der Thymus durch Lymphocyten bei *Amia* und *Lepidosteus* in ein recht verschieden gestaltetes Gewebe hinein geschieht, vollzieht sie sich bei beiden Species unter wesentlich ähnlichen Formen, die eine für beide gültige Darstellung gestattet. Schon ehe die Infiltration der Thymus begonnen hat, finden sich Lymphocyten sowohl im Blut wie im Bindegewebe. Eine größere Anhäufung derartiger Zellen scheint nun in dem subthymischen Bindegewebe nirgends in der Periode der auftretenden Infiltration zustande zu kommen. Man findet jedoch im fraglichen Bindegewebe regelmäßig Lymphocyten, daneben auch protoplasma-reichere mononucleäre Wanderzellen. Vielleicht finden sich im Durchschnitt 4–5 solcher Zellen in jedem ( $6\ \mu$  dicken) Querschnitt des Thymusgebietes. Es mehrt sich indessen die Zahl der intraepithelial eingedrungenen Zellen dieser Art mit jeder der dichtliegenden Entwicklungsstufen. Man bekommt demnach den Eindruck, daß sich die Einwanderung in das Epithel ganz allmählich vollzieht. In dem Maße nun, wie die Zahl der intraepithelialen Lymphocyten zunimmt, vermehrt sich auch die Zahl der intrathymischen Mitosen (Taf. 25 Fig. 4). Früher verhältnismäßig spärlich und ausschließlich dem großen epithelialen Typus angehörig, werden sie nicht nur zahlreicher, sondern die meisten besitzen nunmehr den Charakter kleiner Lymphocytenmitosen mit dichtliegenden kleinen Chromosomen. Hierbei nimmt die Größe der Thymuslymphocyten ab, und man kann, gleichwie MAXIMOW (1909, 1912 a u. b) es für verschiedene Verte-

bratentypen schon beschrieben hat, schrittweise von Stadium zu Stadium verfolgen, wie die Kerngröße und die Protoplasmamenge dieser Zellen sich allmählich verringern, bis die Thymuslymphocyten endlich ihre definitive Struktur erreicht haben.

Die Infiltration der Thymusplacode durch Lymphocyten ist anfänglich eine ganz diffuse. Wie überall in der Thymusgenese entsteht das Mark erst später durch eine sekundäre Hypertrophie der fraglichen Reticulumzellen. Gleichwie bei den Knochenfischen ist diese Hypertrophie auch bei den Ganoiden in dem tiefsten, gegen das Bindegewebe gekehrten Teil der Thymusanlage lokalisiert. Hier zeigt das Gewebe nach begonnener Markdifferenzierung schon bei schwächerer Vergrößerung durch seine protoplasmareichere, kernärmere Beschaffenheit einen auffallenden Unterschied gegen die dunkler gefärbte der freien Oberfläche näher gelegenen Rinde (vgl. Taf. 25 Fig. 1, Taf. 26 Fig. 13). Die Markhypertrophie beginnt in der Thymus von *Amia* bei einer Larvengröße von etwa 12 mm, in der *Lepidosteus*-Thymus bei etwa 20 mm Größe sich bemerkbar zu machen.

Es haben inzwischen bemerkenswerte Veränderungen in der Beziehung der Thymus zu ihrer Umgebung stattgefunden. Die Form des Organs ist bei *Amia* von einer länglichovalen in eine mehr rundlich dreiseitige übergegangen (Textfig. A, C u. D). Bei *Lepidosteus* hingegen hat sich der Thymusbezirk in der Längsrichtung des Tieres gestreckt, und von seinem vorderen Teil ist die früher erwähnte zapfenförmige Verlängerung, welche den mächtigsten Abschnitt des Organs ausmacht, emporgewachsen (Textfig. Ea—d).

Von der tiefen Fläche der Thymusplacode an können Bindegewebszüge schon früh in das Organ eindringen, in welchem später Gefäße ausgebildet werden. Dies ist besonders der Fall bei *Amia*, wo schon bei einer Körperlänge von 6,3 mm ein solcher Bindegewebszug, bei 10 mm Gefäße wahrgenommen werden konnten. Die Verbindung mit der Oberfläche bleibt aber länger bestehen. Es wächst, hauptsächlich von der Rückenseite aus, eine keilförmig zugespitzte Bindegewebspartie an der Grenze zwischen den platten oberflächlichen Epithelzellen (die sogenannte Randschicht der Knochenfische) und dem eigentlichen Thymusgewebe hinein und hebt somit ganz allmählich den Zusammenhang des Organs mit dem Oberflächenepithel auf. Dieses Bindegewebe ist anfangs recht dünn und unpigmentiert, wird aber bald dicker und wie das übrige perithymische Bindegewebe von reichlichen Pigmentzellen durchsetzt. Von ihm

aus dringen zahlreiche Gefäße in das Organ hinein. Indem sie sich mit den von der Tiefe aus eingewachsenen Gefäßen verbinden und das perivaskuläre Bindegewebe bald an Mächtigkeit gewinnt, entsteht eine Zerklüftung des Parenchyms (Taf. 25 Fig. 1), welche an den Schnittpräparaten zur Vorstellung einer wirklichen Lobulierung Anlaß geben kann. Eine wirkliche Aufteilung in getrennte Follikel — den *Folliculi branchiales* älterer Autoren entsprechend — läßt sich an dem vorliegenden Materiale, den Plattenmodellen nach zu urteilen (vgl. Textfig. D), nicht feststellen, sondern das Organ behält seine einheitliche Beschaffenheit bei. Die Abtrennung von der Oberfläche beginnt bei *Amia* bei einer Larvengröße von 9,5 mm und ist bei einer Größe von 13,6 mm schon vollzogen. Bei einer *Lepidosteus*-Larve von etwa 22 mm Länge ist der Vorgang erst eingeleitet, bei einem Jungfisch von 31 mm noch nicht ganz beendet. Bei den erwachsenen Individuen von 530 mm an ist die Trennung von der Oberfläche vollständig.

In den älteren Entwicklungsstadien findet man bei beiden Species eine reichliche Infiltration des subthymischen und perivaskulären Bindegewebes durch Lymphocyten (Taf. 25 Fig. 5 u. 6), welche in auffallendem Gegensatz zu der früher vorhandenen recht mäßigen Infiltration desselben Gewebes steht. Es ist eine heikle Sache, hier die richtige Deutung zu geben. Bei der Regelmäßigkeit des Befundes scheint die Möglichkeit ausgeschlossen, daß die reichliche Anhäufung, die sich auch in die Gefäße hinein erstreckt und in welchen Mitosen (auch intravaskuläre!) nicht selten sind (Taf. 25 Fig. 5), nichts mit der Thymus zu tun habe, sondern in dieser Beziehung auf einem Zufall beruhe. Handelt es sich aber hier um eine Einwanderung in die Thymus, also eine Verstärkung des früher vorhandenen Vorganges, oder um eine Auswanderung? Gegen die erstere Eventualität spricht nun, daß eine solche verspätete Einwanderung keine Analogie in dem hätte, was wir von der Entwicklung der Thymus anderer Vertebraten wissen. Die wahrscheinlichste Deutung scheint demnach die zu sein, daß es sich um eine beginnende akzidentelle Involution handelt. Dies wird auch dadurch bestätigt, daß einzelne der untersuchten Individuen eben in dem fraglichen Entwicklungsstadium eine starke unverkennbare akzidentelle Involution aufweisen. Da wir nicht wissen, ob die Jungen frisch eingefangen oder nach Aquarienleben zur Konservierung kamen, ist der Grund dieser Involution schwer anzugeben. Vielleicht ist sie bei jetzt vollzogenem völligem Verbrauch des Dotters durch den

Übergang zur eigenen Nahrungsaufnahme bedingt.<sup>1)</sup> Etwas ähnliches ist ja bei der Thymusentwicklung von *Siphonostoma typhle* beobachtet worden (HAMMAR, 1908).

In den älteren der untersuchten Entwicklungsstadien von *Amia* hat das Thymusmark ein recht eigenartiges Gefüge angenommen (Taf. 25 Fig. 6). Die Markzellen liegen in Gruppen zusammen, welche nicht selten eine längliche Form haben und sich derart miteinander verbinden, daß eine Art trabeculärer Anordnung entsteht mit zwischenliegenden Lymphocyten. Unter den hypertrophierten Markzellen treten ferner gewisse durch besondere Gruppierung und Differenzierung hervor. Ähnliche Bilder, wie sie von so vielen Kaltblütherthymen bekannt sind, lassen sich auch hier auffinden. Einzellige HASSALL'sche Körper, Schleimzellen (Taf. 25 Fig. 7) und myoide Zellen (Taf. 25 Fig. 8) sind in dieser Hinsicht besonders anzuführen. Sowohl myoide Zellen wie Schleimzellen können an der Bildung konzentrischer Komplexe beteiligt sein, welche eine mehr oder weniger tiefgehende Analogie mit echten HASSALL'schen Körpern darbieten (Taf. 25 Fig. 8 A, 9, 10). Wenn aber die zentralen Zellen eines solchen Komplexes überhaupt eine Degeneration aufweisen, so handelt es sich doch um eine Verschleimung, nicht wie bei den Säugern um eine Verhornung, eine Kolloid- oder Fettwandlung. Von Cysten sind nur wenige und kleine wahrgenommen worden.

Wie sich die entsprechenden Verhältnisse bei *Lepidosteus* gestalten, läßt sich vorläufig nicht angeben. Die ältesten der untersuchten Entwicklungsstadien zeigen wohl ein ausgebildetes Mark, aber, wie es auch bei anderen Vertebraten unter entsprechenden frühen Verhältnissen der Fall ist, keine besonderen Markdifferenzierungen. Und die schmalen Parenchymzüge, welche bei dem erwachsenen Individuum noch vorhanden sind (Taf. 26 Fig. 14), zeigen weder solche noch eine Teilung in Mark und Rinde; das Parenchym ist von Lymphocyten diffus durchsetzt. Diese Einförmigkeit im Parenchymbau nebst dem Umstand, daß das umgebende Bindegewebe von Lymphocyten stark durchsetzt ist, macht es recht wahrscheinlich, daß hier eine akzidentelle Involution vorliegt, vielleicht als Komplikation der Altersinvolution.

Es ist vorläufig die Frage, innerhalb welches Keimblattes sich

---

1) Der 31 mm lange Jungfisch von *Lepidosteus* beherbergt in seinem Intestinaltractus eine offenbar verschlungene, nur wenig jüngere Larve derselben Species.

die Thymusbildung hier abspielt, unerörtert geblieben. In Anbetracht der Erfahrungen der neueren Zeit, daß unter den Säugern neben der gewöhnlich vorkommenden Thymus entodermalis auch eine Thymus ectodermalis vorkommen kann, ist diese Frage von besonderem Interesse; die Verhältnisse gestalten sich auch besonders bei *Lepidosteus* relativ günstig, um sie zu beantworten. Es behält nämlich das Entoderm verhältnismäßig lange auch im Gebiet des Kiemendarms einen auffallenden Gehalt an großen Dotterkörnchen, deren Eosinophilie die Zellen des inneren Keimblattes schon bei geringer Vergrößerung kenntlich macht. Den Zellen des Hornblatts fehlt es hingegen an solchen Einlagerungen, während das Vorkommen großer, leer aussehender drüsenartiger Zellen dem Hornblatt einen besonderen Charakter aufdrückt.

Unter Beihilfe des Plattenmodellierens, wo die respektiven Strukturbezirke Schnitt für Schnitt festgestellt und ausgezeichnet wurden, ließ es sich noch bei einer Larvengröße von etwa 8,5 mm feststellen, daß der in diesem Stadium noch schmale epibranchiale Epithelstreifen, wo später die Thymus angelegt wird, die histologischen Merkmale des Entoderms aufweist. Dies wird auch durch den Umstand bestätigt, daß die Epithelien der ersten Thymusanlage noch Dotterkörnchen einschließen können (vgl. Taf. 25 Fig. 2 Dk). Da die Grenze gegen das Ectoderm streckenweise recht nahe liegt, läßt sich zwar eine Zumischung ectodermaler Zellen nicht mit Sicherheit ausschließen. Da aber nichts, was zugunsten einer solchen Annahme anzuführen wäre, beobachtet worden ist, erscheint die Auffassung der fraglichen Ganoidenthymus als eine Thymus entodermalis gerechtfertigt.

Das entodermale Material der Thymusanlage muß nun offenbar aus den Kiemenspalten stammen. Obzwar keinerlei Anzeichen einer Metamerie auffindbar sind und — was besonders hervorzuheben ist — „Thymusknospen“ gänzlich fehlen, muß die Thymusanlage also auch bei den fraglichen Ganoiden einen metameren Ursprung und zwar aus den dorsalen Enden einer oder mehrerer der angrenzenden Kiementaschen besitzen. Für eine solche Betrachtungsweise stellt sich demnach die bei Teleosteen und Ganoiden nachweisbare epibranchiale, unsegmentierte Thymusanlage lediglich als eine sekundäre Abänderung der sonst bei den Vertebraten vorkommenden metamer branchialen dar und läßt sich unter dieselbe Formel wie diese bringen!

Eine Zwischenform zwischen der deutlich metameren branchialen

und der latent metameren epibranchialen Thymusanlage bildet dann offenbar die bei *Salmo salar*, wo sie (HAMMAR, 1908) teils und in geringerer Ausdehnung in der dorsalen Wand der Kiementaschen, teils und hauptsächlich im epibranchialen Gebiet lokalisiert ist.

### Schlußfolgerungen.

Die Ganoidenthymus scheint eine Thymus entodermalis zu sein.

Sie wird im Epibranchialgebiet als eine gänzlich unsegmentierte Bildung angelegt.

Da aber das zur Thymusbildung gebrauchte Entodermmaterial aus dem dorsalen Ende der darunter gelegenen Kiementaschen stammen muß, hat es offenbar nichtsdestoweniger einen metameren Ursprung, und die epibranchiale nichtmetamere Thymusbildung stellt sich demnach als eine sekundäre Abänderung der branchialmetameren dar.

Die Histogenese der Ganoidenthymus findet gleichwie bei den Teleosteen und gewissen Elasmobranchiern durch Einwanderung von Lymphocyten in das Oberflächenepithel statt.

Bei *Amia* hat dieses Epithel im Thymusgebiet schon vor der Lymphocyteninfiltration den Charakter eines lockeren Thymusreticulums mit sternförmigen Zellen angenommen. Bei *Lepidosteus* geschieht diese Umwandlung gleichzeitig mit der fraglichen Infiltration.

Die Lymphocyteninfiltration der epithelialen Anlage erfolgt zuerst diffus; erst nachträglich findet eine Teilung in Mark und Rinde statt durch Hypertrophie derjenigen Reticulumzellen, welche dem subthymischen Bindegewebe näher gelegen sind.

Nach erfolgter histologischer Differenzierung der Thymus findet eine Abtrennung des Organs statt von den oberflächlichsten Epithelschichten, die als Oberflächenepithel an der Kiemenhöhle liegen bleiben. Diese Abtrennung geschieht durch zwischenwucherndes gefäßführendes Bindegewebe.

Eine eingehendere Lobulierung des Organs scheint nicht zustande zu kommen.

Upsala, im Dezember 1912.

### Literaturverzeichnis.

- HAMMAR, J. A., 1905, Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse, in: Anat. Anz., Vol. 27.
- , 1908, Zur Kenntnis der Teleostierthymus, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 73.
- LEYDIG, FR., 1853, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin, p. 26.
- MAXIMOW, A., 1909, Über Histogenese des Thymus bei Säugetieren, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 74.
- , 1912, a) Über die Histogenese des Thymus bei Amphibien, *ibid.*, Vol. 79, Abt. I.
- , 1912, b) Über die embryonale Entwicklung des Thymus bei Selachiern, *ibid.*, Vol. 80, Abt. I.
- POLLARD, H. B., 1892, On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 5, Anat.
- STANNIUS, H., 1839, *Symbol. ad anat. piscium. Rostochii.*
- , 1854, Handbuch der Zootomie von SIEBOLD u. STANNIUS, Vol. 1 (2. Aufl.), Die Wirbelthiere.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 25.

Sämtliche Bilder beziehen sich auf *Amia calva*.

Fig. 1. Querschnitt durch die Thymusgegend eines 73 mm langen Jungfisches. *Thym* Thymus. *M* Mark. *R* Rinde. ZENKER'sche Flüss., Hämatoxylin, Eosin. 10:1.

Fig. 2. Querschnitt durch die Thymus eines 6,3 mm langen Embryos. *Dk* Dotterkörnchen. *Bdgw* subthymisches Bindegewebe. Eine beginnende Auflockerung macht sich mitten im Epithel bemerkbar. Die Lymphocyteninfiltration hat noch nicht begonnen. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 mm. Ap. 1,30. Komp.-Ok. 8. Das Bild ist bei der Reproduktion auf  $\frac{3}{4}$  verkleinert.

Fig. 3. Querschnitt durch die Thymus eines 7 mm langen Embryos. *Lfz* im subthymischen Bindegewebe gelegene Lymphocyten. *Lfz'* in der Thymusplacode gelegene Lymphocyten. Vergrößerung wie in Fig 2.

Fig. 4. Querschnitt durch die Thymus eines 8,4 mm langen Embryos. Bezeichnungen und Vergrößerung wie in Fig. 3.

Fig. 5. Querschnitt durch die tiefe Thymusgrenze eines 20,5 mm langen Embryos. *Thym* Thymus. *Bdgw* subthymisches, stark lymphocyteninfiltriertes Bindegewebe. Vergrößerung wie in Fig 2.

Fig. 6. Querschnitt durch das Thymusmark eines 69 mm langen Jungfisches. *Bdgw* subthymisches Bindegewebe mit zahlreichen Lymphocyten. Vergrößerung wie in Fig. 2.

Fig. 7. Epithelialer Zellenkomplex mit 9 sichtbaren Schleimzellen; aus dem Thymusmark eines 69 mm langen Jungfisches. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 mm. Ap. 1,30 Komp.-Ok. 8.

Fig. 8 A und B. Zwei myoide Zellenkomplexe aus dem Thymusmark eines 69 mm langen Jungfisches. Vergrößerung wie in Fig. 7.

Fig. 9, 10. Konzentrische Zellenkomplexe aus dem Thymusmark eines 69 mm langen Jungfisches. Im Innern jedes der Komplexe zwei Schleimzellen. Vergrößerung wie in Fig. 7.

#### Tafel 26.

Sämtliche Bilder beziehen sich auf *Lepidosteus osseus*.

Fig. 11. Thymus eines 15,5 mm langen Embryos. *Thym* Thymus. *Bdgw* Bindegewebe. Vergrößerung wie in Fig. 2.

Fig. 12. Thymus eines 16,1 mm langen Embryos. Vergrößerung wie in Fig. 2.

Fig. 13. Längsdurchschnitt des zapfenförmigen Thymusteiles eines 22,6 mm langen Embryos. *Gl* Glatte Muskelfasern. *M* Mark. *Q* quergestreifte Muskelfasern. *R* Rinde. ZEISS' hom. Imm. 2 mm. Ap. 1,30. Komp.-Ok. 4. Reduktion auf  $\frac{3}{4}$  des Originalbildes.

Fig. 14. Querschnitt durch die Thymusgegend eines 530 mm langen Fisches. Die dunklen Streifen bei *Thym* sind die bestehen gebliebenen Thymuszüge. Etwa 9:1.

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Studien an Doppelplanarien.

Die Kokonbildung und -ablage bei Planarien mit vermehrter Zahl der Copulationsapparate.

Von

Prof. Dr. **Ludwig Böhmig** (Graz).

(Aus dem Zool. Institut der Universität zu Graz.)

Mit Tafel 27–28 und 5 Abbildungen im Text.

---

Zur vorliegenden Untersuchung wurde ich durch den zufälligen Fund einer *Polycelis nigra* var. *brunnea* (O. F. MÜLLER) mit verdoppeltem Hinterkörper angeregt. Die Spaltung begann dicht hinter dem Munde, die beiden Hinterenden waren von gleicher Größe und, soweit dies ohne eingehendere Untersuchung festgestellt werden konnte, übereinstimmend gebaut; an einem jeden ließ sich ein Genitalporus erkennen, beide Poren waren von der Mundöffnung gleichweit entfernt.

Derartige Doppelbildungen sind nach STEINMANN's<sup>1)</sup> und WILHELM's<sup>2)</sup> Angaben bei Procerodiden häufig zu beobachten, bei Süßwassertricladen habe ich sie nur verhältnismäßig selten zu Gesicht bekommen, obwohl ich ein reiches Material verschiedener Arten zu sehen Gelegenheit hatte.

---

1) STEINMANN, lit. 9, p. 553.

2) WILHELM, 12, p. 56.

Das im folgenden mit A bezeichnete Tier wurde isoliert; es legte in Zwischenräumen von 5—6 Tagen Kokons ab und zwar stets ein Paar. Die Kokons eines Paares waren von gleicher Größe und lagen so dicht nebeneinander, daß eine Berührung stattfand. An Größe standen die einzelnen Eikapseln hinter normalen, die allerdings in dieser Hinsicht bedeutende Schwankungen aufweisen (1,1 mm bis 2,0:1,6 mm), etwas zurück.

Sämtlichen Kokons entschlüpften Junge, wenigstens fand ich sie alle nach Verlauf von einigen Wochen in der für diese Art typischen Weise geöffnet: die ansehnliche, ungefähr kreisförmige, zuweilen auch etwas unregelmäßige, mit glatten oder grobgezackten Rändern versehene Öffnung ist an dem einen Pole der Eikapsel gelegen, das abgesprengte deckelartige Stück hat demnach eine etwas verschiedene Gestalt. Ich betone diese Form der Öffnung, eine anscheinend unwesentliche Sache, deshalb, weil ich sie nur an Kokons, aus denen Junge hervorgegangen waren, angetroffen habe; ab und zu findet man auch Eikapseln, die einen langen, fast von Pol zu Pol reichenden Spalt aufweisen; derartige Kokons sind nach meinen Beobachtungen stets taub, sie enthalten nur Dottermaterial in größerer oder geringerer Menge.

Besondere ungünstige Umstände verhinderten mich festzustellen, ob in den Kokons eines Paares die gleiche Zahl von Jungen enthalten war oder eine verschiedene; daß aber im vorliegenden Falle beide Keimstöcke an der Kokonbildung durch Lieferung von Keimzellen beteiligt waren, glaube ich aus dem oben angeführten Befunde sowie aus der später zu schildernden Verbindung der Keimstöcke mit den Copulationsapparaten mit Sicherheit entnehmen zu dürfen.

Es schien mir von einigem Interesse zu wissen, ob bei vermehrter Zahl der Copulationsapparate stets simultan eine entsprechende Anzahl von Eikapseln gebildet wird; aus der übereinstimmenden oder verschiedenen Zahl der Jungen in gepaarten Kokons ließen sich dann Schlüsse bezüglich des gleichen resp. ungleichen Reifezustandes der Keimstöcke ziehen.

Speziellere Angaben liegen meines Wissens hierüber in der Literatur nicht vor; aus den ungeraden Zahlen, in denen die Embryonen zuweilen in einem Kokon enthalten sind, läßt sich auf einen nicht immer übereinstimmenden Reifezustand der beiden Keimstöcke schließen, vorausgesetzt, daß sie überhaupt immer beide an

der Kokonbildung Anteil haben. So fand IJIMA<sup>1)</sup> in einem sehr kleinen Kokon von *Dendrocoelum lacteum* 7 Embryonen, während zu meist 24—42 vorhanden sind; nach MATTIESEN<sup>2)</sup> enthalten die Kokons von *Planaria torva* 7—10 Eizellen, und bei *Polycelis nigra* variiert die Zahl der Jungen, die aus einem Normalkokon hervorgehen, zwischen 2 und 10; gewöhnlich waren es 6, ab und zu zählte ich 3 und 5.

Genauere Angaben werden ermöglicht durch die Beobachtung gepaarter Kokons und durch die Untersuchung der Keimstöcke zurzeit der Spindelbildung für das erste Richtungskörperchen. Ich hatte Gelegenheit 3 Individuen, die sich auf diesem Entwicklungsstadium befanden, zu untersuchen; die Zahl der Oocyten mit Richtungsspindel war bei allen dreien in den beiden Keimstöcken eine verschiedene, bei dem ersten betrug sie 2 und 4, bei dem zweiten 3 und 5, bei dem dritten 1 resp. 9. Die große Verschiedenheit im Reifezustande bei dem dritten Tiere läßt es möglich erscheinen, daß in manchen Fällen die in einem Kokon enthaltenen Keimzellen nur einem Keimstocke entstammen, eine Annahme, die durch die Beobachtungen an gepaarten Kokons eine Bestätigung erfährt. Die Eikapseln eines Paares enthielten zuweilen die gleiche Zahl von Embryonen (3 + 3, 2 + 2), zuweilen eine ungleiche (4 + 2), häufig erwiesen sich beide als taub; in einem Falle entschlüpften dem einen Kokon 4 Junge, während der andere nur von Dotterzellen erfüllt war.

Zur Gewinnung des für diese Beobachtungen notwendigen Materials spaltete ich einer Anzahl noch nicht geschlechtsreifer Individuen von *Pol. nigra* das Hinterende bis in die Nähe der Mundöffnung oder schnitt einen sehr schmalen, keilförmigen, mit der Spitze nach vorn gerichteten Streifen in der Medianebene aus; einem Tiere wurde der Hinterkörper in gleicher Ausdehnung in 3 Lappen gespalten, und einigen durchschnitt ich den Vorderkörper in longitudinaler Richtung von der Pharynxwurzel bis zum Stirnrande; dies letztere geschah um festzustellen, ob es in dem gemeinsamen Hinterkörper zur Bildung nur eines oder zweier Copulationsapparate kommen würde, da die Entwicklung zweier Paare von Keimstöcken, einem in jedem Vorderkörper, anzunehmen war.

In allen Fällen vereinigten sich die Schnittränder immer wieder sehr rasch, so daß die Spaltungen des öfteren wiederholt werden

---

1) IJIMA, 6, p. 442.

2) MATTIESEN, 7, p. 284.

mußten; leider ging ein großer Teil der Tiere aus unbekannten Ursachen zugrunde, und ich verfügte schließlich über eine nur geringe Zahl geeigneter Individuen.

Die Tiere mit zwei oder drei Hinterkörpern (Textfig. A, B—E) entwickelten in einem jeden einen mehr oder weniger vollständig ausgebildeten Copulationsapparat und legten im allgemeinen simultan oder in Zwischenräumen von einigen Stunden bis zu einem halben Tage 2 resp. 3 Kokons.

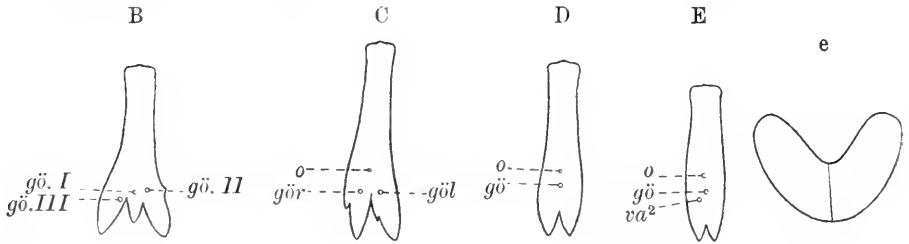


Fig. A.

Nach dem Leben gezeichnet. Ventralseite.

Bedeutung der Buchstaben s. Tafelerklärung. e Doppelkokon von E.

Das mit 3 Copulationsapparaten ausgestattete Individuum (Textfig. A, B) legte in der Zeit vom 28. März bis 8. Juli (am 9. wurde es getötet) 12mal Kokons ab; das 2. sowie die beiden letzten Gelege bestanden aus je 2, die übrigen aus je 3 Kokons; von den letzteren war der eine stets ganz erheblich kleiner (0,35—0,57 mm Durchmesser) als die beiden anderen, deren Durchmesser durchschnittlich 1,8:1 mm betrugen, und wies im Gegensatz zu diesem eine kuglige, nicht eiförmige Gestalt auf. Die Untersuchung des in Schnitte zerlegten Tieres ergab das Vorhandensein zweier Kokons im Atrium genitale resp. im Atrium masculinum des Copulationsapparats III (Textfig. C, III) und zwar entsprachen diese in Form und Größe den in den beiden letzten Gelegen fehlenden; es muß also auch für diese Gelege die Zahl 3 wie bei den vorhergehenden angenommen werden, und nur das 2. zeigt nicht die für B normale Zahl 3. Ähnlich lagen die Dinge bei einem Tiere mit 2 Hinterkörpern (C). Nach 3 Ablagen von je 2 Eikapseln wurde das 4. Mal nur eine ausgestoßen; das 5 Tage nach der betreffenden Kokonablage getötete Tier barg im Atrium masculinum des einen Copulationsapparats einen ansehnlichen Kokon, ein zweiter, sehr kleiner (sein Durchmesser betrug 160  $\mu$ ), nur von Dotterzellen erfüllter

lag im Ausführungsgange des Receptaculum seminis (= Vagina, Uterusgang der Aut.) nahe der Einmündungsstelle dieses Ganges in das Atrium genitale. Im 2. Copulationsapparate hatte die Bildung eines Kokons eben erst begonnen, die Endpartien des Oviducts waren strotzend von Dotterzellen erfüllt, und eine mit Eosin färbbare, homogene, allem Anscheine nach von zerfallenen Dotterzellen herrührende Substanz fand sich im Atrium masculinum. Die Sachlage ist wohl ohne weiteres dahin zu deuten, daß bei der Bildung eines neuen großen Kokons der kleine Partner des unpaaren Kokons vom 4. Gelege aus dem Atrium genitale oder dem A. masculinum infolge der enormen Ausdehnung des letzteren durch den im Entstehen begriffenen in den Ausführungsgang des Receptaculums gedrängt wurde.

Es scheint mir auch aus dem früher erwähnten Falle hervorzugehen, daß sehr kleine Kokons häufig in den Atrien liegen bleiben; vielleicht ist der Reiz, den sie auf die Wandung der Vorhöfe ausüben, ein zu geringer, um die energischen Kontraktionen der Muskelschicht, die zur Ausstoßung der Kokons im allgemeinen nötig sind, zu veranlassen.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß auch die Kokons des 2. Geleges desselben Tieres von sehr verschiedener Größe waren: der eine maß nur  $440\ \mu$ , der andere ungefähr das dreifache.

Trotzdem den Tieren Gelegenheit zur Begattung mit normalen Individuen genügend geboten war, bei den mit zwei wohl ausgebildeten Hinterkörpern versehenen auch zwischen diesen eine Copulation nicht in den Bereich der Unmöglichkeit gehörte — so beobachtete ich bei *A* mehrfach ein Aneinanderlegen der ventralen Flächen der Hinterkörper —, die Keimstöcke keine Veränderungen, die als krankhafte gedeutet werden mußten, zeigten und, abgesehen vom III. bei *B* (Textfig. C, III), Verbindungen zwischen den Keimstöcken und Copulationsapparaten bestanden, entschlüpften einem großen Teile der abgelegten Kokons keine Jungen.

Die Individuen *B* und *E* lieferten durchaus taube Kokons; Spermien waren bei ihnen weder in den Oviducten noch in den Receptacula seminis (den sogenannten Uteri) vorhanden, eine Begattung hatte demnach nicht stattgefunden. Bei *B* waren, wie die nach Ablauf der normalen Entwicklungszeit vorgenommene Untersuchung des Inhaltes ergab, die meisten der zahlreichen Kokons prall von Dotterzellen erfüllt, und in einigen derselben fanden sich auch Zellen vor, die mit Rücksicht auf die Größe und Struktur der Kerne als Keimzellen in Anspruch genommen werden durften.

Die Eikapseln von *E* enthielten dagegen nur geringe Mengen einer körnigen, von Fettröpfchen durchsetzter Substanz, deren Abstammung von Dotterzellen nicht zu bezweifeln war.

Die Zahl der in den beiden Kokons eines Paares befindlichen Jungen war in einigen Fällen, wie schon erwähnt wurde, eine übereinstimmende, in anderen eine verschiedene, und zwar ergaben sich derartige Differenzen nicht nur bezüglich der Gelege verschiedener Tiere, sondern auch bei ein und demselben. Ein Beispiel hierfür bietet *C*. Am 8. April legte dieses Tier 2 Eikapseln von nahezu gleicher Größe ab, aus der einen gingen 4, aus der anderen 2 Junge hervor; das nächste Gelege (24. April) bestand aus 2 tauben Kokons von sehr ungleicher Größe, ihm folgte am 30. April ein 3. mit 2 Embryonen in jedem Kokon; am 6. Mai wurde nur 1 Kokon abgelegt, er enthielt 4 Embryonen; über seinen im Gange des Receptaculum seminis zurückgebliebenen Partner ist schon früher gesprochen worden.

Von jenen Individuen, deren Vorderkörper vom Stirnrande bis zur Pharynxinsertion gespalten worden war, blieb nur eines erhalten; da der Pharynx nicht unbedeutend verletzt worden war, wurde er ausgestoßen, es bildeten sich 2 neue Pharyngen, und am Beginne des gemeinsamen Hinterkörpers traten 2 Copulationsapparate in etwas verschiedener Höhe auf, wie schon aus der Lage der Genitalporen (Textfig. E, *F* *göl*, *gör*) ersichtlich ist. Das Tier *F* legte dreimal je ein Paar ungleich großer Eikapseln ab (1,2:0,9 mm und 0,8:0,7 mm), die aber nur Dotterzellen enthielten. Keimstöcke waren in beiden Vorderkörpern vorhanden, ihre Verbindung mit den Copulationsorganen wird später geschildert werden; fremdes Sperma wurde nicht aufgefunden.

Das nicht seltene Auftreten leerer, nur aus Schalensubstanz bestehender Eikapseln nötigt, die Frage zu erörtern: Woher stammt die Schalensubstanz? Manche Autoren sehen in der Kokonschale ein Produkt jener Drüsen, die in großer Zahl in die Endabschnitte der Oviducte resp. in den unpaaren, gemeinsamen Endteil der beiden Eileiter, den sogenannten Drüsengang, einmünden, andere betrachten dagegen den sogenannten Uterus als die Bildungsstätte des Schalensecretes. „Ich glaube“, sagt MATTIESEN<sup>1)</sup>, „(mit IJIMA und LOMAN) annehmen zu dürfen, dass der mit Unrecht sog. ‚Uterus‘ stets als reine Schalendrüse functioniert, indem er sein Sekret durch die

---

1) MATTIESEN, l. c., p. 280.



‚Vagina‘ zu den im Geschlechtsatrium angesammelten Dotter- und Eizellen gelangen lässt.“

Es kann, scheint mir, aber kaum noch bezweifelt werden, daß der ‚Uterus‘ der Tricladen, sowohl der maricolen als paludicolen, als ein Receptaculum seminis aufzufassen ist. Für die maricolen haben WILHELMI<sup>1)</sup> und ich<sup>2)</sup> das Vorhandensein von Spermatmassen in diesem Organe bei den verschiedensten Formen festgestellt, und bezüglich der paludicolen liegen eine Reihe *Pl. torva*, *polychroa*, *gonoccephala*, *alpina*, *böhmigi* (A. WEISS), *striata* (A. WEISS), *Polyc. nigra* und *Phagocata gracilis* betreffende Mitteilungen vor, in denen die Anwesenheit von Spermatophoren oder Spermaanhäufungen an dieser Stelle konstatiert wird. Daß, wie mehrere Untersucher, HALLEZ, WOODWORTH, CHICHKOFF, BERGENDAL, MATTIESEN, STOPPENBRINK, angeben, Ei- und Dotterzellen gelegentlich in diesem Receptaculum seminis anzutreffen sind — SABUSSOW<sup>3)</sup> fand sogar bei *Pl. angarensis* einmal einen Kokon an dieser Stelle —, kann nicht bestritten werden; auch mir lag einmal ein solcher Fall bei *Pol. nigra* vor, es dürfte sich hierbei jedoch nur um zufällige Vorkommnisse handeln und ich stimme MATTIESEN’S<sup>4)</sup> Annahme, „dass dieselben [die Dotterzellen] schon vor der Schalenbildung etwa durch heftige Kontraktionen oder anderweitige Störungen unnormaler Weise von der übrigen Masse abgesondert und aus dem Geschlechtsatrium in die Schalendrüse hineingelangt sind“, vollkommen bei.

Die Anschauung MATTIESEN’S, daß der ‚Uterus‘ eine Schalendrüse ist, kann ich nach dem Gesagten nicht teilen, und ebensowenig beteiligen sich nach meinen Untersuchungen die in die Oviducte einmündenden Drüsen an der Bildung der Kokonhülle; ich glaube vielmehr, daß auch bei den Tricladen die Dotterzellen den Hauptanteil an der Schalenbildung haben, wie solches von HENNEGUY, GOLDSCHMIDT und v. HOFSTEN<sup>5)</sup> für die Trematoden und rhabdocölen Turbellarien nachgewiesen wurde. Die in den Dotterstöcken befindlichen Dotterzellen enthalten zahlreiche Körnchen, die sich bei

---

1) WILHELMI, l. c., p. 257.

2) BÖHMIG, 3, p. 465.

3) Zitiert nach A. KOROTNEFF, Die Planarien des Baikal-Sees (Tricladen) systematisch, anatomisch und geographisch bearbeitet, in: Wiss. Ergebn. einer zool. Exped. nach dem Baikalsee unter Leitung des Prof. A. KOROTNEFF in den Jahren 1900—1902, Lief. 5, Kiew u. Berlin 1902.

4) MATTIESEN, l. c., p. 280.

5) v. HOFFSTEN, 5.

Behandlung mit Hämatoxylin-Eosin teils rot, teils gelb färben; das Mengenverhältnis ist ein verschiedenes, bald überwiegen die einen, bald die anderen. In den Kokons zeigen die Dotterzellen dagegen eine intensiv rote Färbung, die gelben Körnchen sind aus ihnen verschwunden, sie sind allem Anscheine nach zu den unregelmäßig geformten oder rundlichen Schollen zusammengefloßen, die sich in mehr oder weniger großer Zahl zwischen den Zellen vorfinden. Die Kokonschale zeigt den gleichen Farbton wie die Schollen, und ich habe auch ab und zu Stellen gefunden, die einen deutlichen Aufbau der Schale aus solchen Schollen und Körnern erkennen ließen. Mit Rücksicht auf diese Befunde kann wohl nicht daran gezweifelt werden, daß die gelben Körnchen in den Dotterzellen an der Schalenbildung Anteil haben, und es ist nur die Frage, ob sie allein die Schale formen. Der Reichtum normaler Kokons an Dotterzellen mithin auch an Schalenmaterial läßt das Suchen nach einer weiteren Quelle für diese überflüssig erscheinen, Schwierigkeiten bereiten dagegen die leeren Eikapseln, d. h. diejenigen, in denen nur sehr geringe Mengen von Dottersubstanz vorhanden sind. Ich habe nun zweimal im Atrium masculinum Kokons gefunden, deren Schale ein anderes Aussehen zeigte als gewöhnlich. In dem einen Falle ließen sich an der Schale 2 Schichten unterscheiden, von denen die innere, ca.  $5,1 \mu$  dicke die typische gelbe Färbung aufwies, während die äußere, deren Durchmesser  $1,2-1,4 \mu$  betrug, rot tingiert war; in dem anderen bestand die sehr ungleich starke,  $7,6-19 \mu$  messende Schalenwand fast durchaus aus der roten Substanz, und nur ein schmaler Saum auf der Innenseite, der ohne scharfe Grenze in die äußere Partie überging, bot den gelben Farbton. Die Außenfläche war hier teilweise stark vacuolisiert und an jenen Stellen, an denen das Epithel des Atriums noch sein normales Aussehen erkennen ließ, also aus hohen cylindrischen Zellen bestand, mit zotten- und haarartigen Fortsätzen versehen, die auch zwischen die Epithelzellen eindrangten. Woher stammt diese Substanz? Bei einem Tiere, das sich allem Anscheine nach zur Bildung eines Kokons anschickte, waren das Atrium sowie der gegen die Rückenfläche aufsteigende, vor der Einmündung der Oviductdrüsen gelegene Teil des Oviducts von dieser Substanz erfüllt, und alles deutete darauf hin, daß sie aus zerfallenen und zerfloßenen Dotterzellen entstanden war.

Aus diesen Befunden glaube ich schließen zu dürfen, daß sich außer den gelben Schollen in den Dotterzellen auch ganze Dotterzellen unter Umständen in mehr oder weniger großer Zahl an der

Schalenbildung beteiligen; nicht unwahrscheinlich ist es fernerhin, daß auch die distalen Teile der Epithelzellen des Atrium masculinum einem Zerfalle unterliegen und Schalenmaterial liefern, während die basalen, den Kern enthaltenden bestehen bleiben und nach Ausstoßung des Kokons die Regeneration der Zellen übernehmen. Eine Beteiligung der sogenannten Schalendrüsen und des „Uterus“ an der Schalenbildung halte ich dagegen für ausgeschlossen, da ich keine Beobachtung zu notieren habe, die für eine dieser Auffassungen sprechen würde. Die Bedeutung der Oviductdrüsen ist mir ebenso rätselhaft wie die der muskulösen Drüsenorgane; MATTIESEN<sup>1)</sup> hält es für „recht wahrscheinlich“, daß diese Organe die Klebmasse liefern, mit Hilfe deren die Kokons an die Wände der Aquarien oder an Pflanzen angeheftet werden; ich glaube, daß diese Vermutung nicht richtig ist, da die muskulösen Drüsenorgane bei *Polyc. nigra* häufig fehlen und die Kokons trotzdem an die Unterlage angeklebt werden, wie ich in einigen Fällen festzustellen vermochte.

### Der Bau der Copulationsapparate.

Die Copulationsapparate von *A* stimmen in ihrem Baue so sehr miteinander überein, daß es genügt, nur von einem ein Gesamtbild zu rekonstruieren (Textfig. B). Ihre Lage zur Medianebene des gemeinsamen Vorderkörpers, die ich als Hauptmedianebene bezeichnen will, ist eine symmetrische, in bezug auf die Medianebene des entsprechenden Hinterkörpers ist eine Verschiebung nach innen, d. h. gegen die Hauptmedianebene, eingetreten. Es bestehen mithin die gleichen Verhältnisse, wie sie STEINMANN<sup>2)</sup> für *Planaria teratophila* STEINM. und *Procerodes (Gunda) segmentata* (LANG) beschrieben hat; wie dort so muß auch hier ein „Einfluß des Gesamtregeneranten“ auf die Lage der Copulationsapparate angenommen werden.

Das Atrium genitale zeigt, wie der Vergleich mit dem Copulationsapparate eines Normaltieres erkennen läßt, die typische Trennung in ein Atrium genitale commune (*agc*) und ein Atrium masculinum, von IJIMA Penisscheide genannt, (*am*); die genannten Teile des Atriums sind durch eine Einschnürung, in deren Bereich die Einmündung des kurzen, gemeinsamen Endabschnittes der beiden Oviducte (*ovdc*) fällt, voneinander abgegrenzt; seitlich davon öffnet sich der Ausführungsgang des Receptaculum seminis, die Vagina, in das A. genitale com-

1) MATTIESEN, l. c., p. 283.

2) STEINMANN, 10, p. 46.

mune. Der in bezug auf die Hauptmedianebene laterale Oviduct (*ovdl*) erstreckt sich kopfwärts bis zu dem entsprechenden Keimstocke und verbindet sich mit diesem, der mediane (*ovdm*) dagegen

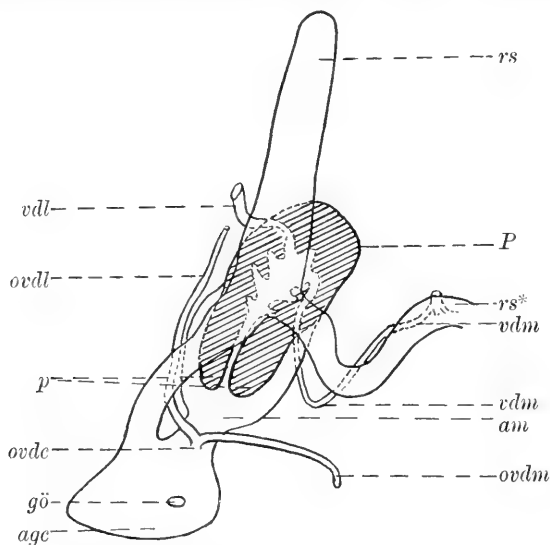


Fig. B. Schema des linken Copulationsapparats von A (Rekonstruktion aus Querschn.). 40:1. *ovdl* lateraler, *ovdm* medialer Oviduct, *rs\** querer Ast d. Rec. seminis. *vdm* mediales Vas deferens. Übrige Bezeichnungen s. Tafelerklärung.

ist kurz und steht fast senkrecht auf dem ersteren, sein blindes Ende ist ein wenig nach hinten gebogen. In seinem Baue gleicht er vollständig einem typischen Oviducte; er steht mit den in seiner Umgebung befindlichen Dotterstöcken in Kommunikation und nimmt gleich dem lateralen die Ausführungsgänge eosinophiler Drüsen (sogenannter Schalendrüsen) auf.

Das Receptaculum seminis, der Uterus der Autoren (*rs*), be-

sitzt bei normalen Individuen von *Polycelis nigra* bekanntlich eine H-förmige Gestalt, und es zweigt der Ausführungsgang von dem queren Teile ab; diese H-Form des genannten Organs treffen wir auch hier an, jedoch mit Anpassungen an die Duplizität der Copulationsorgane. Das Receptaculum selbst ist unpaar, die Verbindung mit den Atrien der beiden Copulationsapparate vermitteln die hinteren Schenkel des Receptaculums; ein der normalen Vagina entsprechender Teil fehlt; in den vorderen Schenkeln sowie im queren Teile besteht das Epithel aus großen, kolbigen, von Sekretkörnern erfüllten Zellen, in den beiden hinteren Schenkeln geht dieses Drüsenepithel allmählich in ein Flimmerepithel über, und zugleich erfährt auch die dünne, aus Ring- und Längsfasern bestehende Muscularis des Receptaculums eine bedeutende Verdickung.

Die Penes (*P*) selbst zeigen keine Abweichungen vom normalen Verhalten, nur die Vasa deferentia bedürfen einiger Worte. In

einen jeden Penisbulbus münden 2 Samenleiter, ein lateraler (*vdl*) und ein medialer (*vdn*); die von Sperma erfüllten lateralen stehen mit den Hoden, die bei der vorliegenden Art nicht ganz bis zur Mundöffnung reichen, in Verbindung, die medialen haben dagegen keine Beziehungen zu den Testes. Sie wenden sich, wie aus der Figur ersichtlich ist, zunächst nach hinten, biegen dann nach vorn und vereinigen sich vor der Trennungsstelle der beiden Hinterkörper in der Hauptmedianebene, ventral vom queren Aste des Receptaculum seminis, miteinander unter Bildung einer kleinen, blasigen Erweiterung, von der 2 sehr kleine Divertikelchen, ein ventrales und ein dorsales, ausgehen. Der quere Ast des Receptaculum (*rs*\*) sowie die medialen Vasa deferentia stellen mithin die Verbindung der im übrigen vollständig voneinander getrennten Copulationsapparate her. Eine größere Bedeutung dürfte nur der ersten dieser Verbindungen zukommen, da infolge dieser Kommunikation Sperma, das in die eine Vagina gelangt ist, auch in den Receptaculumanteil des anderen Copulationsapparats und in den betreffenden Oviduct übergeleitet werden kann. Die Besamung der Keimzellen beider Keimstöcke ist daher durch den Copulationsakt eines Normaltieres mit nur einem der beiden Hinterkörper möglich.

Von den künstlich erzeugten Doppelbildungen kommt äußerlich *C A* am nächsten; die beiden Hinterkörper sind ziemlich gut entwickelt (Textfig. A C), und die Genitalporen gleichweit vom Munde entfernt.

Die beiden, in allen Teilen vollständig voneinander getrennten Copulationsapparate zeigen nur in der Form und Lage der Receptacula seminis kleine Abweichungen vom gewöhnlichen Verhalten sowie Anomalien bezüglich der Vasa deferentia; von einer Rekonstruktion derselben konnte mithin abgesehen werden. Die Penes im engeren Sinne, d. h. die gewöhnlich zapfenartig in die Penisscheide oder das Atrium masculinum vorspringenden distalen Teile der Penes (cf. Textfig. B und Textfig. C I, II), sind hier (Fig. 1 Taf. 27) beide in die im Penisbulbus befindlichen Samenblasen (*vs*) umgestülpt; diese Lageveränderung beobachtete ich bei *Polycelis nigra* dann, wenn sich ein Kokon in dem Atrium masculinum vorfand, sie wird durch den Druck, den der in Bildung begriffene Kokon auf den Penis ausübt, bedingt. Das rechte A. masculinum enthielt auch im vorliegenden Falle einen solchen, nicht aber das linke, es ist die Einstülpung auf dieser Seite daher nicht recht verständlich; die Bildung einer Eikapsel ist allerdings allem Anscheine nach auch hier im Gange,

da der Oviduct in seinem Endabschnitte stark erweitert und von Dotterzellen sowie einer homogenen, eosinophilen Substanz, die sich auch im Atrium masculinum vorfindet, erfüllt ist; diese Substanz kann aber kaum ein so muskulöses Organ wie den Penis aus seiner normalen Lage gebracht haben, und es bleibt nur die Annahme übrig, daß nach der letzten Kokonablage, die 5 Tage vor der Tötung des Tieres statthatte, keine Umstülpung erfolgte und der Penis in der Lage verblieb, in die er durch den letzten Kokon gebracht worden war.

Auf der lateralen Seite dieses, des linken, Copulationsorganes bemerkt man ein mit Spermmassen erfülltes Vas deferens (Fig. 1 *vd*), dasselbe steht jedoch mit der Samenblase nicht in Verbindung, es endet blind in der Muskelmasse des Penisbulbus (*vd\**). Als Anlage eines zweiten, medialen, Vas deferens glaube ich ein kleines, etwa  $60\ \mu$  langes, im Maximum  $21,5\ \mu$  weites, von platten bis kubischen Zellen ausgekleidetes, in der Figur nicht sichtbares Kanälchen, das mit dem Epithel der Samenblase in Zusammenhang steht, aus der Muskelschicht des Bulbus jedoch nicht heraustritt, deuten zu dürfen.

Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir insofern am rechten Copulationsapparate, als auch hier der Samenleiter nicht mit der Samenblase kommuniziert.

In der Mundregion treten in der rechten Körperhälfte die Durchschnitte zweier voneinander unabhängiger Samenleiter auf, von denen der eine in der Nähe des Markstranges *N* liegt, der andere der Medianebene etwas mehr genähert ist. Der erstere (*vd'*) läßt sich ungefähr bis zu der Stelle verfolgen, an welcher der Oviduct (*ovdr*) gegen die Dorsalseite aufsteigt und sich vom Markstrange, dem er bis jetzt dicht anlag, trennt, dann endet er blind; der zweite (*vd''*) verläuft bis zur genannten Stelle ungefähr parallel mit dem ersten, dann steigt er, sich zugleich etwas kopf- und medianwärts wendend, gegen die Dorsalfläche empor, durchsetzt die Muskelschicht des Penisbulbus an dessen medialer Fläche, berührt das Epithel der Samenblase, mündet aber, soviel ich zu erkennen vermag, nicht in diese ein. Beide Vasa deferentia sind von Sperma erfüllt, da nun aber das zweite (*vd''*) nur bis zur Mundöffnung reicht und durchaus keine Beziehungen zu den Hoden hat, so liegt es nahe anzunehmen, daß es ursprünglich mit *vd'*, das sich weit kopfwärts verfolgen läßt, im Zusammenhang stand und erst späterhin von ihm abgetrennt wurde. Von einem zweiten (lateralen) Vas deferens fehlte hier jede Spur. Jeder der beiden Copulationsapparate steht mit einem (der 2 normal vorhandenen) Oviducte in Verbindung; der

zum linken Apparate gehörige liegt zunächst lateral vom Penis (Fig. 1 *ovdl*), dann wendet er sich dorsalwärts, überquert den Penis, gelangt mithin auf dessen mediale Seite und öffnet sich von hier aus in das Atrium masculinum. Der rechte Oviduct (*ovdr*) unterliegt keiner derartigen Lageverschiebung, er bleibt auf der lateralen Seite des ihm zugeordneten Copulationsapparats; sein Endabschnitt zeigt nur eine s-förmige Biegung; kurz vor der Einmündung in das Atr. masc. steigt er gegen die Rückenfläche empor und biegt dann wieder ventralwärts.

Die Lage des verzerrt H-förmigen, linken Receptaculum seminis ist insofern eine außergewöhnliche, als es der Ventralseite genähert ist, seinem queren Aste ruht der Anfangsteil des Penisbulbus direkt auf. Von den vorderen Schenkeln, die zu beiden Seiten des Penis gelegen sind, ist der linke sehr kurz, der rechte erstreckt sich dagegen bis über die Mundöffnung hinaus nach vorn; der rechte hintere geht unter Umformung seines Epithels und Ausbildung einer kräftigen Muskulatur in den Ausführgang (*val*) über; dieser liegt anfänglich nicht über, sondern neben dem Penis, allmählich erst wendet er sich dorsalwärts und erreicht jene Lage, die er bei normalen Tieren einnimmt. Das rechte, fast vollständig vor dem Penis befindliche Receptaculum besitzt eine unregelmäßig sackförmige Gestalt, sein Ausführgang (*var*) verläuft, wie typisch, über der Mitte des männlichen Copulationsorgans zum Atrium gen. commune. Muskulöse Drüsenorgane fehlen.

Die drei Copulationsapparate, die sich in den drei Hinterkörpern des Tieres *B* (Textfig. A, *B*) entwickelt haben, sind, wie Textfig. C, aus der auch die gegenseitigen Lagebeziehungen ersichtlich werden, zeigt, von recht ungleicher Größe und Ausbildung. Ein fast normales Aussehen bietet der mittlere (I), zugleich der größte. In ihn öffnen sich die beiden, von Spermamassen erfüllten Samenleiter (*vd*), von den Oviducten ist dagegen nur der rechte (*ovdr*) mit ihm verbunden. Der Verlauf des Oviducts, seine Lage zwischen dem Penis (*P*) und dem Ausführgange des Receptaculums (*va*) sowie seine Einmündung in die hinterste Partie des Atrium masculinum entsprechen vollkommen dem typischen Verhalten, und dies gilt auch bezüglich des Baues. Die Gestalt des seiner bedeutenden Ausdehnung wegen nicht eingezeichneten Receptaculums, dessen hintere Schenkel sich weit nach hinten erstrecken und bis in die Gegend der Penes des II. und III. Copulationsapparats ragen, läßt sich auf die bekannte H-Form unschwer zurückführen, zeigt aber mancherlei

Eigentümlichkeiten. Die vorderen, vor allem aber die hinteren Schenkel geben ab und zu Seitenzweige ab, die sich nach kürzerem oder längerem Verlaufe wieder mit den Hauptstämmen vereinigen oder aber blind enden und ihrerseits wieder Divertikel entsenden; hierdurch wird auch bedingt, daß sich die Verzweigungen weit seitlich ausbreiten, so daß auf Querschnitten häufig 3 oder 4 durchschnittene Äste zu sehen sind. Der quere Ast spaltet sich in eine ventrale und dorsale bogenförmige Partie, die zusammen ein unregelmäßiges, etwas schräg liegendes Oval bilden, von dem ein gegen die Bauchfläche gerichtetes Divertikelchen ausgeht. Der Hauptausführgang entspringt an jener Stelle, an der sich der rechte Schenkel mit dem Oval vereinigt; ein zweiter Gang geht aus einem

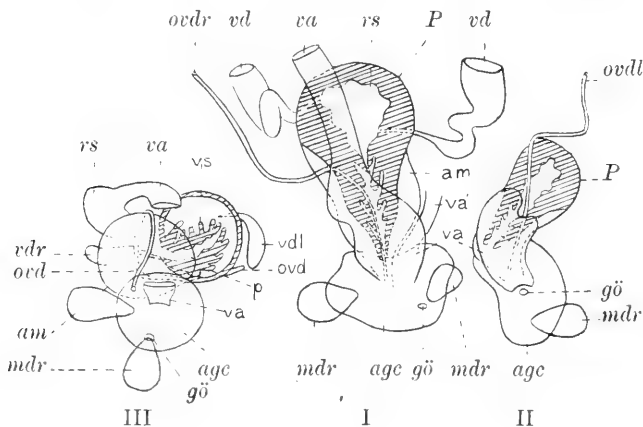


Fig. C.

Schema der 3 Copulationsapparate von *B* (Rekonstruktion aus Querschnitten). 40:1.  
Bedeutung der Buchstaben s. Tafelerklärung.

Divertikel der linken Seite hervor, er schlägt zunächst die Richtung gegen den zweiten (linken) Copulationsapparat ein, biegt aber alsbald wiederum nach rechts ab und vereinigt sich mit dem Hauptgange kurz vor dessen Einmündung in das Atrium genitale I (Textfig. C, *va*<sup>1</sup>). Ein kleiner dritter Gang, den der Hauptgang bald nach seinem Ursprunge aus dem Receptaculum nach rechts entsendet, endet blind.

Der erheblich kleinere linke Copulationsapparat (II) ist ohne jede Verbindung mit den Samenleitern, ich habe auch keine Anlagen von solchen auffinden können, dagegen mündet in sein Atrium mascu-



linum der wohl ausgebildete Oviduct (*ovdl*) der linken Körperhälfte, dessen Endstück auch hier über dem Penis gelegen ist. Ein etwa  $\frac{1}{2}$  mm langes, in dorsoventraler Richtung abgeplattetes, dicht unter der Rückenfläche gelegenes, sackförmiges Gebilde (*va*) könnte man als Receptaculum seminis zu deuten geneigt sein; tatsächlich handelt es sich, wie aus der Struktur seiner Wandung hervorgeht, nur um den dem Ausführungsgänge entsprechenden Teil eines solchen, das Receptaculum selbst fehlt.

Das größte Interesse beansprucht der dritte Copulationsapparat (III), der in allen seinen Teilen vollständig ausgebildet ist, obwohl er weder mit den Hoden noch mit den Keimstöcken, sondern nur mit Dotterstöcken in Verbindung steht.

Das Atrium genitale commune (*agc*) sowie das Atrium masculinum (*am*), von denen das letztere vom ersteren in seinem hinteren Drittel überdeckt wird, haben Kugelgestalt, die durch das Vorhandensein eines Kokons in jedem Atrium bedingt wird. Der muskulöse, normal gebaute Penis i. e. S. (*p*) ist infolgedessen in die Samenblase (*vs*) eingestülpt, in die von der Ventralseite her zwei 300  $\mu$ , resp. 360  $\mu$  lange, 11,4–68  $\mu$  weite, blind endende, keulenförmige Gänge (*vdl*, *vdr*) einmünden; in den engeren, der Samenblase zunächst gelegenen Partien werden sie von kubischen, in den übrigen von überaus platten Zellen ausgekleidet, an die sich eine sehr dünne Muscularis anschließt; die Deutung dieser Kanäle als Vasa deferentia kann nicht zweifelhaft sein.

Nach den Untersuchungen MATTIESEN's<sup>1)</sup> an *Planaria polychroa* entstehen die Samenleiter von der Penishöhle aus in Form zweier Ausstülpungen; CURTIS<sup>2)</sup> gibt dagegen für *Planaria maculata* an, daß sich bei dieser Form die Vasa deferentia unabhängig vom Penis bilden und erst sehr spät zu ihm in Beziehung treten; das Gleiche behauptet auch E. SCHULTZ<sup>3)</sup> für regenerierende Copulationsapparate von *Dendrocoelum lacteum*: „Oviduct und Vasa deferentia erreichen erst spät die Höhlung des Antrum genitale“.

Die hier sowie bei *A* gemachten Befunde lassen sich mit den Angaben MATTIESEN's ohne weiteres in Einklang bringen und sprechen für die Entstehung der Vasa deferentia vom Penis aus; Schwierigkeiten ergeben sich hingegen bei *C*, da von den drei vorhandenen

---

1) MATTIESEN, 7, p. 350.

2) CURTIS, 4, p. 554.

3) E. SCHULTZ, 8, p. 15.

Samenleitern zwei und zwar die mit Sperma erfüllten, wohlentwickelten nicht mit der Samenblase kommunizieren; das Ende des einen erreicht das Samenblasenepithel überhaupt nicht, das des anderen berührt es eben nur.

Meine Untersuchungen an normalen, in der Entwicklung begriffenen Copulationsapparaten von *Polycelis nigra* haben mich zu Resultaten geführt, die sowohl von denen MATTIESEN's als CURTIS' und E. SCHULTZ's abweichen. Jedes Vas deferens bildet sich aus zwei ursprünglich vollständig getrennten Abschnitten; der eine erstreckte sich an den betreffenden Präparaten von den vordersten Hoden bis in die Gegend des Mundes, hier endete er blind; an der gleichen Stelle, nur etwas mehr dorsal, lag das ebenfalls blinde, vordere Ende des zweiten Abschnitts, dessen Verbindung mit dem Copulationsapparate auf diesem Entwicklungsstadium eine nur lose war. Er legte sich in Form eines soliden Zellenstrangs an den noch wenig umfangreichen, jedoch bereits mit einer Höhlung versehenen Penisbulbus eben nur an, und von einer Bildung durch Ausstülpung seitens der Höhlung, der späteren Samenblase, kann wenigstens bei *Polycelis nigra* nicht die Rede sein; die Vereinigung mit dieser vollzieht sich erst später, und es kann sich hierbei nur um eine Einwucherung in die Wand des Penisbulbus handeln. Aus diesen Beobachtungen erklären sich alle die von mir gemachten Befunde leicht; es liegen in jenen Fällen, in denen die Vasa deferentia nicht in Verbindung mit der Samenblase stehen, Hemmungen in der normalen Entwicklung vor; bleibt die Anlage dieses Teiles des Samenleiters in ihrer Entfaltung sehr zurück, so kann sie auch, wie dies bei *C* auf der medialen Seite des linken Copulationsapparats der Fall ist, vollständig in den Penisbulbus eingeschlossen werden, dessen Wachstum auf Anlagerung von Mesenchymzellen, die in großer Zahl und loser Anordnung den Kern der ganzen Anlage umgeben, zurückzuführen ist. Vasa efferentia münden nur in den vorderen Abschnitt des Samenleiters ein, vielleicht ist dessen Entstehung überhaupt an diese gebunden; der hintere Teil geht dagegen, soweit meine Präparate hierüber ein Urteil zulassen, aus den oben erwähnten Mesenchymzellen, also aus denselben Elementen, die den Penisbulbus formen, hervor.

Die Lage des Oviducts (*ovd*) oder richtiger Vitelloducts, da er nur Beziehungen zu den Dotterstöcken, nicht aber zu den Keimstöcken hat, erhellt aus der Figur. Er beginnt links vom Penisbulbus, wendet sich sofort nach rechts und steigt, seine ventrale

Lage aufgebend, schräg nach vorn gerichtet an der rechten Seite des Penis gegen die Rückenfläche empor; am vorderen Rande des Atrium masculinum (*am*) biegt er wiederum nach hinten und verläuft nun zur Verbindungsstelle der beiden Atrien; auf der rückläufigen Strecke nimmt er die Ausführungsgänge der Oviductdrüsen auf.

Das verhältnismäßig kleine, sackförmige Receptaculum seminis (*rs*) liegt rechts vom Penis; sein Epithel besteht aus großen, vacuolisierten Zellen. Die weite, nur in ihren vorderen und hinteren Teilen gezeichnete Vagina (*va*) bietet keinerlei Besonderheiten.

Das immerhin auffällige Auftreten nur je eines Oviducts in Verbindung mit den 3 Copulationsapparaten, der Mangel selbst rudimentärer Partner hier sowie bei *C* erklärt sich aus der Anordnung der Dotterstöcke und den direkten Beziehungen, die genetisch zwischen diesen und den Oviducten bestehen; beide gehen aus einer gemeinsamen Anlage hervor, abgesehen von jenem über dem Penis befindlichen Teile, dem sogenannten unpaaren Oviducte, der aus einer Ausstülpung des Atriums hervorgeht. BERGENDAL<sup>1)</sup> hat meines Wissens zuerst die Ansicht geäußert, „dass die Dotterstöcke aus dem jungen Oviductstrang hervorknospen“, und der gleichen Ansicht ist, wenn ich ihn recht verstehe, CURTIS<sup>2)</sup>; ich<sup>3)</sup> habe mich dieser Auffassung zunächst mit großer Reserve angeschlossen, auf Grund meiner Präparate an *Polycelis nigra* neige ich jetzt mehr als früher der Anschauung BERGENDAL'S zu.

Mit muskulösen Drüsenorganen (*mdr*) sind alle drei Copulationsapparate ausgestattet, je zwei münden in die Vorhöfe des mittleren und des rechten, eines gehört dem linken an.

Jeder Copulationsapparat der bisher betrachteten Tiere öffnete sich durch besonderen Genitalporus nach außen, bei den Individuen *D* und *E* (Textfig. A) ist dagegen äußerlich die Duplizität dieser Apparate nicht mehr zu erkennen, da sie nur eine Genitalöffnung besitzen. Außer dieser sind bei *D* nur noch das Receptaculum seminis und das Atrium genitale commune (Fig. 5, 6 *agc*), in das ein muskulöses Drüsenorgan ragt, gemeinsame Bildungen, die Atr. masculina sowie die Vaginae hingegen sind vollkommen voneinander getrennt (Fig. 6, 5, 4 *am. va*); in ein jedes Atr. masculinum mündet

---

1) BERGENDAL, 1, p. 114, 115.

2) CURTIS, l. c., p. 553.

3) BÖHMIG, 3, p. 463.

in normaler Weise der Oviduct (*ovd*) der betreffenden Seite, und ebenso steht jedes der beiden normal vorhandenen Vasa deferentia mit dem ihm der Lage nach entsprechenden Penis in Verbindung; Anlagen der den beiden Copulationsapparaten fehlenden medialen Samenleiter resp. Oviducte sind nicht zu bemerken. Vom queren Aste des außerordentlich mächtig entwickelten, typisch H-förmigen Receptaculum seminis entspringen 2 Ausführgänge, die dicht nebeneinander in den gemeinsamen Vorhof münden (Fig. 6 *va. va*); der rechte zeigt eine kleine Anomalie, insofern er sich in einiger Entfernung von seiner Ursprungsstelle gabelt, doch vereinigen sich die beiden Äste alsbald wieder. Die beiden männlichen Copulationsorgane sind einander sehr genähert; von ihnen liegt das linke, welches an Größe das rechte nicht unbedeutend übertrifft, fast genau median, das andere ist demnach etwas seitlich verschoben. Die topographischen Beziehungen zu den Oviducten, den Vaginen und den großen Längsnerven ergeben sich ohne weiteres aus den Figg. 2—6. Von den 4 Kokonpaaren, die in der Zeit vom 22. April bis 7. Mai abgelegt wurden, waren das 1. und 3. taub, aus dem 2. gingen 6 (3 + 3) Junge hervor; das 4., nicht näher untersuchte, wurde während der Konservierung ausgestoßen, hieraus erklärt sich die auffallende Weite des Atrium genitale (Fig. 6) und der Geschlechtsöffnung sowie die Einstülpung der Penes in die Samenblasen (Fig. 2, 3). Die eigentümliche Form der Doppelkokons (Textfig. A, e) von *E* ließ vermuten, daß hier auch die Atr. masculina in ihren distalen Partien nicht voneinander geschieden sein dürften; diese Vermutung bestätigte sich, die hinteren Hälften der Penischeiden (Fig. 9 *am. am*) bilden tatsächlich einen gemeinsamen Raum, der mit dem Atrium genitale commune durch einen Porus kommuniziert, und in ihn öffnen sich die Oviducte mittels eines gemeinsamen Endstückes (Fig. 9 *ovd*). Aus dem normal gestalteten Receptaculum seminis entspringen 2 Ausführgänge, und zwar geht der linke (Fig. 7 *val*) aus dem queren Verbindungsgange, der rechte dagegen aus dem rechten hinteren Schenkel des Receptaculums hervor; kurz vor der Verschmelzung der Oviducte vereinigen auch sie sich zu einem unpaaren, über dem Oviduct gelegenen Endstücke (Fig. 8, 9 *va*). Die in den Figg. 7—9 mit *va*<sup>2</sup> bezeichneten Durchschnitte gehören einem dritten Ausführgange des Receptaculums an, der an der gleichen Stelle vom letzteren ausgeht wie *var*; er öffnet sich selbständig hinter dem Genitalporus und etwas seitlich von diesem nach außen (Textfig. A *E. va*<sup>2</sup>). Vollständig unabhängig voneinander sind die

fast gleichgroßen, schräg gestellten, mit ihren Spitzen gegeneinander gerichteten männlichen Copulationsorgane (Fig. 7 *pb*, 8, 9 *p*); ihre bilateralsymmetrische Anordnung erfährt dadurch eine Störung, daß das rechte ein wenig nach rechts verschoben ist, wie aus seiner Lagebeziehung zum rechten Längsnerven (Fig. 7 *N*) zu erkennen ist. Diese an sich nicht bedeutende Verschiebung bedingt aber allem Anscheine nach eine Lageveränderung des rechten Vas deferens (*vdr*), das nicht gleich dem linken (*vdl*), wie zu erwarten wäre, von der lateralen, sondern von der medialen Seite her in den Penisbulbus eindringt; die Anlage eines zweiten (lateralen) Samenleiters, der mit der Samenblase in offener Verbindung steht — seine Einmündungsstelle ist in Fig. 7 (*vdr1a*) zu erkennen —, ist bei diesem Penis vorhanden, dem linken fehlt dagegen das Rudiment eines zweiten Vas deferens, welches bei diesem natürlich auf der medialen Seite zu suchen wäre.

Von den beiden wohl entwickelten muskulösen Drüsenorganen liegt das eine an der rechten Seite des Atr. genitale commune, das andere hinter dem letzteren.

Die 7 im Verlaufe eines Monates abgelegten Doppelkokons waren, wie schon früher erwähnt, sämtlich taub, die Kokonschale umschloß bei allen eine nur sehr geringe Menge einer körnigen Substanz.

### **Die Beeinflussung des Nervensystems, Darmes etc. durch die Spaltung.**

Dicht vor jener Stelle, an der bei *A* die Spaltung des Hinterkörpers auftritt, liegt zu beiden Seiten der Hauptmedianebene eine ca. 340  $\mu$  breite, 40  $\mu$  hohe, in ihren seitlichen Partien 80  $\mu$ , in den mittleren 50  $\mu$  dicke Platte aus Nervensubstanz (Fig. 10 *Np*). Die seitlichen Teile der Platte bestehen vornehmlich aus LEYDIG'scher Punktsubstanz mit eingelagerten zelligen Elementen, die mittleren aus parallel angeordneten Verbindungsfasern. Von der vorderen Fläche dieses Ganglions geht ein Nervenpaar aus, das sich kopfwärts wendet und, soviel ich sehen konnte, in eine starke, direkt hinter der Mundöffnung gelegene Commissur, die die beiden großen Längsnerven verbindet, eintritt. Von der hinteren Fläche entspringen jederseits zwei Nerven; die beiden mittleren sind dünn und konnten nur eine kurze Strecke weit verfolgt werden, die seitlichen dagegen (Fig. 10 *Nm*) übertreffen sogar die Markstränge dieser Region, mit denen sie durch Commissuren verknüpft sind, an Mächtigkeit; sie

durchziehen wie diese die Hinterkörper in ganzer Länge und geben, auch hierin mit ihnen übereinstimmend, von Zeit zu Zeit dorsal, ventral und lateral gerichtete Faserzüge ab. Jeder der beiden Hinterkörper wird demnach von zwei Längsnerven ( $N$  und  $N_m$ ) durchzogen, die sich zueinander genau so verhalten wie die beiden Längsnerven im Vorderkörper, resp. in einem normalen Hinterkörper; es besteht nur bezüglich der Lage insofern eine Abweichung, als die in bezug auf die Hauptmedianebene medialen anfänglich den Körperrändern mehr genähert sind als die lateralen, dann wenden sie sich mehr und mehr seitlich und vereinen sich schließlich mit jenen.

Die beiden hinteren Darmschenkel von  $A$  verbinden sich in der Höhe der Vereinigungsstelle der beiden medialen Vasa deferentia durch eine Anastomose. Kurz vor dem Beginne der Copulationsapparate spaltet sich jeder Darmschenkel in einen lateralen und medialen Ast, die beiden Äste verschmelzen jedoch hinter den Genitalporen wiederum und durchziehen nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, getrennt die weiteren Partien. Die Dotterstöcke fügen sich in ihrer Anordnung der in jedem Hinterkörper im allgemeinen durchgeführten bilateralen Symmetrie, sie sind demnach zu beiden Seiten der Medianebene fast gleich mächtig entwickelt, und nur im Bereiche der Copulationsapparate treten sie auf der medialen zurück, was sich aus der Verschiebung jener gegen die Hauptmedianebene leicht erklärt.

Ähnliche Befunde wie  $A$  bietet auch  $C$ . Ungefähr gleich weit vom Munde und den Genitalporen entfernt, verbindet eine ansehnliche Faserbrücke, die aber in ihren seitlichen Teilen auch LEYDIG'sche Punktsubstanz sowie einen allerdings schwachen Zellenbelag besitzt und hierdurch einen ganglionartigen Charakter erhält, die beiden Markstränge; von ihr gehen 4 symmetrisch angeordnete Nerven aus, 2 sind kopfwärts, 2 schwanzwärts gerichtet. Die ersteren finden ihr Ende in einer vor dem Munde befindlichen Commissur, die letzteren (Fig. 1  $N_m$ ,  $N_m$ ) erstrecken sich bis gegen die Enden der Hinterkörper, sie repräsentieren in diesen die fehlenden zweiten oder medialen Markstränge und stellen so die bilaterale Symmetrie in ihnen her. Daß sie, soweit es die Spaltung erlaubt, unter sich sowie mit den lateralen Marksträngen und diese wieder mit den beiden vorderen Nerven durch Commissuren verbunden sind, bedarf kaum der Erwähnung.

Die hinteren Darmschenkel unterliegen in gleicher Weise wie bei  $A$  vor den Copulationsapparaten einer Teilung in je einen

medialen und lateralen Ast; eine Wiedervereinigung der einander zugeordneten Äste findet auch hier, aber weiter hinten statt.

Die in den lateralen Partien wohl entwickelten Dotterstöcke fehlen auf der medialen Seite im rechten Hinterkörper ganz, im linken sind sie auf dieser Seite bedeutend reduziert.

Größere Komplikationen als bei *A* und *C* sind bei *B* mit Rücksicht auf die Dreiteilung des Hinterendes und die Anwesenheit von 3 Copulationsapparaten zu erwarten. Der mittlere und der linke Copulationsapparat liegen in dem von den Marksträngen umgrenzten Gebiete; in diesem tritt ein zunächst unpaarer, in seinen vorderen Partien schwacher, nach hinten allmählich an Stärke zunehmender Längsnerv auf, der ziemlich genau in der Mitte zwischen den beiden Copulationsapparaten verläuft; rostrad reicht er bis zu der hinter dem Munde befindlichen, die Markstränge verbindenden Commissur, caudad läßt er sich als ungeteilter Stamm bis hinter die Geschlechtsöffnungen verfolgen, dann teilt er sich unter einem sehr spitzen Winkel in 2 Äste, die, allmählich divergierend, zu den Spitzen des linken und mittleren Hinterkörpers ziehen; Commissuren verbinden diese Längsnerven unter sich und mit den zugeordneten Marksträngen.

Der rechte Hinterkörper besitzt ein eigenes Nervenzentrum, das ventral vom Atrium genitale und dem lateralen muskulösen Drüsenorgane des Copulationsapparates III gelegen ist. Es hat die Form eines ca.  $32\ \mu$  dicken und  $60\ \mu$  breiten Stranges oder Bandes, das am medialen Rande des genannten Vorhofes mit einer kleinen, relativ zellenreichen Anschwellung beginnt (Textfig. D); am Seitenrande des Drüsenorganes geht es ohne scharfe Grenze in einen starken Längsnerven ( $N^3$ ) über, der bis in die Nähe der Körperspitze verfolgt werden konnte und auf seinem Wege dahin eine Anzahl lateraler Nerven, von denen 3 in der Textfigur abgebildet sind ( $nl^{1-3}$ ), entsendet. Von den beiden mit  $N^3$  parallel verlaufenden Nerven  $N^1$  und  $N^2$  scheint  $N^1$  2 Wurzeln zu besitzen; die eine zweigt vom Ganglion an der Austrittsstelle von  $N^2$  ab, die andere  $n^*$  ist erheblich weiter medial gelegen, ich bin jedoch über die Beziehungen dieses Faserzuges zu  $N^1$  nicht ganz klar geworden. Anfänglich übertrifft  $N^3$  die anderen an Stärke ganz bedeutend, im weiteren Verlaufe gleicht sich der zwischen  $N^3$  und  $N^2$  bestehende Unterschied etwas aus,  $N^1$  verliert sich, so daß nur 1 Paar stärkerer Nerven, die wir den Marksträngen im mittleren und im linken Hinterkörper vergleichen können, vorhanden sind. Komplizierter gestaltet

sich das ganze Bild nun dadurch, daß von den genannten Nerven, besonders von  $N^2$  und  $N^3$ , kleinere longitudinale (*nlo*), dorsale (*nd*) und ventrale (*nv*) sowie commissurale (*com*) Faserzüge ausgehen; 3 ziemlich starke Nerven entspringen aus dem verdickten medialen Teile des Ganglions, der eine (*nm*) wendet sich medialwärts, die beiden anderen ( $nd^1$ ,  $nd^2$ ) steigen gegen die Rückenfläche empor, und die gleiche Richtung schlägt auch der Nerv  $nd^3$  ein, der den mittleren Ganglionpartien angehört.

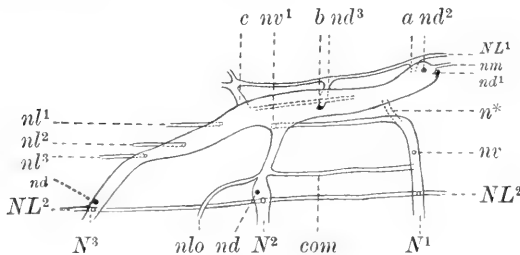


Fig. D.

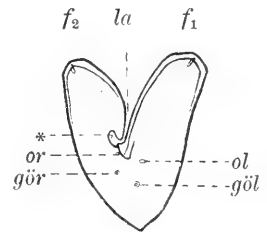


Fig. E.

Fig. D. Schema der Nervenplatte und der von ihr ausgehenden Nerven an der Basis des rechten Hinterkörpers von *B. 65:1*.  $N^1$ – $N^3$  Hauptnerven.  $NL^1$ ,  $NL^2$  Verbindungsnerve mit dem rechten Markstrange. *nd* dorsale, *nl* laterale, *nlo* longitudinale, *nv* ventrale Nerven. *com* Commissur. *a*, *b*, *c* Faserzüge, die  $NL^1$  mit der Nervenplatte verbinden.

Fig. E. *F*, konserviert, von der ventralen Seite.  $f_1$  linker,  $f_2$  rechter Vorderkörper. *la* ventraler Lappen. \* Defekt.

Die Verbindung mit dem rechten Markstrange des Vorderkörpers wird durch die von diesem ausgehenden lateralen Nerven *NL* vermittelt; der eine,  $NL^1$ , entsendet 3 in schräger Richtung gegen das Ganglion aufsteigende Faserzüge (*a*, *b*, *c*) direkt zu diesem, während die übrigen, es mögen deren 3 oder 4 sein, so z. B.  $NL^2$ , mit den Nerven  $N^1$ ,  $N^2$ ,  $N^3$  verknüpft sind. Das ganze Gebiet ist demnach überaus reich mit Nerven versorgt, die zum größten Teil dem eine Neubildung darstellenden Ganglion entstammen.

Durch den linken Copulationsapparat wird der linke Darmschenkel in 2 Äste gespalten, von denen der eine seitlich von dem genannten Copulationsapparat, der andere zwischen diesem und dem mittleren gelegen ist; die gleichen Veränderungen erleidet der rechte Darmschenkel durch das Auftreten des 3. Copulationsapparats; hinter den Genitalporen sind die 4 Äste durch Anastomosen verbunden. Bezüglich der Dotterstöcke sei hervorgehoben, daß die mit dem Oviduct des Copulationsapparats III verbundenen von den



übrigen vollständig getrennt sind und ein nur kleines Gebiet, das nicht wesentlich über den rechten Hinterkörper hinausreicht, umfassen.

Bei *D* und *E* sind weder die Markstränge noch die Darm-schenkel durch die Spaltung resp. durch die hierdurch hervorgerufene Bildung zweier Copulationsapparate beeinflusst worden; die frühzeitig eingetretene Verwachsung, die ihren Ausdruck auch in der unpaaren Ausbildung der distalen Teile der Copulationsapparate findet, hat tiefer greifende Veränderungen verhindert.

Die beiden Vorderkörper von *F* (Textfig. E) sind von ungleicher Größe: es steht der rechte ( $f_2$ ) an Länge und Breite etwas hinter dem linken ( $f_1$ ) zurück; diese Verschiedenheit ist darauf zurück-zuführen, daß der Schnitt nicht genau in die Mediane fiel, sondern nach rechts abwich. An der Verbindungsstelle der Vorderkörper mit dem Hinterkörper hat sich auf der ventralen Seite ein kleiner dreieckiger Lappen (*la*) gebildet; der in der Nähe dieser Stelle am medialen Rande von  $f_2$  zu bemerkende Einschnitt (Textfig. E \*) ist wahrscheinlich durch die als Nährmaterial dienenden Tubificiden hervorgerufen worden.

Von den 4 in der Figur dargestellten Öffnungen liegen 2 rechts, 2 links von der Hauptmedianebene; *ol* führt in die 2 Pharyngen umschließende Pharyngealtasche, *or* in einen sackartigen Raum, den ich als zweite, dem rechten Körper zugehörige Pharyngealtasche glaube deuten zu müssen, die beiden hinteren Poren *göl* und *gör* repräsentieren die Genitalporen.

Der linke Vorderkörper zeigt im Bereiche des Gehirns eine noch annähernd bilateralsymmetrische Ausbildung; es macht sich jedoch schon hier eine leichte Verschiebung der rechten Gehirnhälfte gegen die Hauptmedianebene bemerkbar; in der Gegend der Keim-stöcke tritt die Störung der bilateralen Symmetrie schon deutlicher hervor, sie prägt sich um so schärfer aus, je mehr wir uns dem gemeinsamen Hinterkörper nähern, der mediale (in bezug auf die Hauptmedianebene) Markstrang und Oviduct rücken mehr und mehr nach rechts. An der Vereinigungsstelle der beiden Vorderkörper tritt der mediale Markstrang von  $f_1$  in den oben erwähnten ven-tralen Lappen *la* ein und teilt sich hier in zwei fast parallel ver-laufende, durch einige Commissuren verbundene Äste, die sich jedoch alsbald wiederum zu einem unpaaren Stamme vereinigen, der sich nach rechts wendet und mit dem medialen Markstrange des rechten Vorderkörpers oder einem Teile desselben zu einem gemeinsamen Stamme verschmilzt. Ähnlich liegen die Dinge, soweit das Zentral-

nervensystem in Betracht kommt, im rechten Vorderkörper, nur erfolgt hier die Verschiebung im entgegengesetzten Sinne, nach links. Ungefähr in der Mitte von  $f_2$  unterliegt der mediale Markstrang einer Spaltung in zwei Stämmchen, die beide caudalwärts ziehen; der der Medianebene (von  $f_2$ ) zunächst gelegene verbindet sich mit dem medialen Markstamme von  $f_1$ ; bezüglich des anderen vermag ich dies nicht mit Bestimmtheit zu sagen, da der früher namhaft gemachte Defekt eine weitere Verfolgung unmöglich machte und sein Ende in diesem Gebiete liegen könnte. Im Hinterkörper treffen wir demnach zunächst drei Markstränge (Fig. 11  $N^{1-3}$ ) an, von denen jedoch  $N^1$  an Größe allmählich abnimmt und schließlich verschwindet.

Die in ihrem vorderen Drittel  $f_1$ , im übrigen dem Hinterkörper zugehörige Pharyngealtasche enthält, wie erwähnt, zwei Schlundköpfe von normalem Bau. Die Insertion des größeren, linken, liegt am vorderen Ende der Tasche, ein wenig nach links verschoben; die des kleineren, rechten, auf der rechten Seite derselben, am Beginne des Hinterkörpers.

Der von mir als zweite Schlundtasche gedeutete, von schlanken cylindrischen und kolbigen Zellen ausgekleidete, ca.  $220 \mu$  lange, im Maximum  $85 \mu$  breite Raum ist zum Teil vor, zum Teil ventral von dem rechten Copulationsorgan gelegen; er ist nach allen Seiten hin vollständig abgeschlossen und steht weder mit dem rechten Schlundköpfe noch mit dem Darne in Verbindung.

Die Gesamtform des Darmes ist eine H-förmige; jeder der beiden Vorderkörper enthält einen Hauptdarmast, der Hinterkörper deren zwei. Eine weite, mit seitlichen Divertikeln ausgestattete Anastomose verbindet die rechten und linken Darmpartien; sie zweigt direkt vor der Insertion des Pharynx vom vorderen Hauptdarmast von  $f_1$  ab, tritt in den Lappen  $la$  ein und verbindet sich mit dem Darne von  $f_2$  an jener Stelle, an welcher dieser in den (rechten) Pharynx mündet. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß diese Anastomose auf den vorderen Teil des hinteren rechten Darmschenkels des Normaltieres zurückzuführen ist.

Die Keimstöcke sind beiderseits wohlentwickelt, doch übertreffen diejenigen des linken Vorderkörpers die des rechten an Größe nicht unbedeutend, und weiterhin bleiben da wie dort die medialen in ihren Dimensionen hinter den lateralen zurück; die Dotterstöcke sind in  $f_2$  nur in der Anlage, in Form von kleinen Zellengruppen und Zellensträngen vorhanden, und die in  $f_1$  wohlentwickelten sogenannten Parovarien fehlen  $f_2$  vollständig; die reiche Entfaltung dieser Ge-

bilde und der Dotterstöcke auf der einen Seite, das Nichtvorhandensein der ersteren sowie die sehr geringe Ausbildung der letzteren auf der anderen sprechen, wie mir scheint, von weiteren Gründen ganz abgesehen, für die von BERGENDAL<sup>2)</sup> geäußerte Anschauung, daß die Parovarien „dem Typus der Dotterstöcke“ angehören. Ähnliche Verschiedenheiten bestehen auch bezüglich der Oviducte: in  $f_1$  sind beide Eileiter normal entwickelt; der laterale verbindet sich mit dem linken Copulationsapparat, der mediale hingegen folgt dem Verlaufe des entsprechenden Markstranges, er tritt gleich diesem in den ventralen Lappen, der auch Dotterstöcke und Hoden enthält, ein, teilt sich in 2 Äste, die sich alsdann wieder vereinigen, wendet sich nach rechts und mündet schließlich, nachdem er sich mit dem lateralen Oviduct des rechten Vorderkörpers zu einem gemeinsamen, oberhalb des Penis gelegenen Gange vereinigt hat, in das Atrium masculinum des rechten Copulationsapparats; die Oviducte von  $f_2$  machen einen rudimentären Eindruck, die sie bildenden Zellen sind von geringer Größe; besonders schwierig zu verfolgen ist der mediale, von dem ich nicht zu sagen vermag, wo und wie er endet, der laterale nimmt in der Nähe der Vereinigungsstelle der beiden Vorderkörper das typische Aussehen an.

In den lateralen Hälften von  $f_1$  sowohl als  $f_2$  zählte ich je 21 Hoden, in den medialen ist die Zahl nicht nur geringer, sie beträgt in  $f_1$  16, in  $f_2$  8, sondern es stehen hier die Hoden selbst in bezug auf Größe und Entwicklung bedeutend hinter den erstgenannten zurück. Die medialen Samenleiter vereinigen sich zwischen der Pharyngealtasche und dem rechten Penisbulbus zu einer kleinen gemeinsamen sogenannten falschen Samenblase, hinter dieser wird jedoch ein jedes Vas deferens wieder selbständig und tritt mit dem entsprechenden Copulationsapparat in Verbindung. Die lateralen Samenleiter bieten keinerlei Besonderheiten, sie münden in die ihnen zugeordneten Copulationsorgane in normaler Weise ein. Der  $f_1$  zugehörige Copulationsapparat übertrifft an Größe den von  $f_2$  ganz erheblich, er ist weiter caudalwärts gelegen als dieser und kommt, wie auch Fig. 11  $P_1$  zeigt, ziemlich genau in die Hauptmedianebene zu liegen; beide Apparate sind, abgesehen von dem Umstande, daß der linke ( $P_1$ ) nur mit einem Oviduct verbunden ist, vollständig ausgebildet; zu einem jeden gehören ein Receptaculum seminis und 2 muskulöse Drüsenorgane, von denen das eine hinter dem Atrium genitale, das andere rechts von demselben gelegen ist.

1) BERGENDAL, 2, p. 291.

Wie aus dem Mitgeteilten hervorgeht, bestehen zwischen den beiden Vorderkörpern resp. den sich anschließenden, ihnen zugeordneten Partien des gemeinsamen Hinterkörpers Differenzen, die entweder nur in der verschiedenen Größe der Organe bei sonst normaler Ausbildung oder in einer auffälligeren Entwicklungshemmung auf der einen Seite zum Ausdruck kommen. Sie finden meines Erachtens ihre Erklärung in einer minder günstigen Ernährung der rechten Seite und der von vornherein infolge der Schmittführung geringeren Größe dieser Partie.

Der Copulationsapparat, der Pharynx sowie das Gehirn von  $f_2$  erreichen nur etwa  $\frac{3}{4}$  der Größe der entsprechenden Organe von  $f_1$ , der kleinere Vorderkörper besitzt mithin kleinere Organe. Beachtenswert erscheint es mir auch, daß die Öffnungen *gör* und *or* — in letzterer sehe ich, wie schon bemerkt wurde, die eigentliche  $f_2$  zugehörige Mundöffnung — vor *göl* und *ol* gelegen sind; man könnte in diesen Verschiebungen nach vorn, die auch den ganzen Copulationsapparat von  $f_2$  betreffen, etwas Zufälliges sehen, ich glaube jedoch, daß sie in Beziehung zur Gesamtgröße von  $f_2$  stehen. Zwischen Länge und Breite besteht bei *Polycelis nigra* und wohl bei allen Tricladen innerhalb gewisser Grenzen, wie sich aus Messungen ergibt, ein bestimmtes Verhältnis, das schmalere Tier ist bei gleichem Kontraktionszustande kürzer als ein breiteres; da die Geschlechtsöffnung bei *Polycelis nigra* ungefähr am Beginn des letzten Körperviertels gelegen ist, kann die von  $f_2$  nicht in gleicher Höhe mit der von  $f_1$  sich befinden, und dies gilt auch hinsichtlich der Mundöffnungen.

Die ungemein geringe Entwicklung der Dotterstöcke in  $f_2$  führe ich auf eine weniger günstige Ernährung dieser Körperseite zurück. Der Schlundkopf von  $f_1$  hat die normale Lage und dürfte, da er in der Längsachse dieses Vorderkörpers gelegen ist, leichter vorgestreckt werden können als der erheblich kleinere und muskelschwächere von  $f_2$ , dessen Insertion seitlich in der Schlundtasche gelegen ist; die aufgenommene Nahrung gelangte, wie sich bei Fütterung des Tieres mit Tubificiden infolge der Rotfärbung des Verdauungsapparats feststellen ließ, zunächst in den vorderen, dann in den hinteren Darmast der linken Seite, erst später und in schwächerem Maße trat sie auf der rechten ein. In wie weit übrigens der rechte Pharynx überhaupt bei der Nahrungsaufnahme in Betracht kommt, ist schwer zu sagen, da die gesamte Nahrung  $f_2$  auch durch die früher erwähnte Anastomose zugeführt werden kann.

Daß es nun gerade die Dotterstöcke sind, die in der Entwicklung

so auffallend zurückbleiben, ist nicht verwunderlich; die Dotterstöcke entfalten sich in der postembryonalen Entwicklung zuletzt, und sie sind es, die, wie von STOPPENBRINK<sup>1)</sup> nachgewiesen wurde, bei hungernden Tieren zuerst der Rückbildung unterliegen. Aus der minder günstigen Ernährung erklärt sich auch wohl die geringe Zahl und Kleinheit der medial gelegenen Hoden, während die lateralen der Anlage nach schon vor der Spaltung vorhanden gewesen sein dürften. Weniger beeinflusst sind die Keimstöcke, die an Volumen hinter dem medialen des linken Vorderkörpers nicht bedeutend zurückstehen, am wenigsten der Darm und vor allem das Nervensystem.

Geringfügiger als hier sind naturgemäß die regenerativen und regulatorischen Vorgänge, die an den Individuen auftreten, denen das Hinterende gespalten wurde, sie betreffen den Copulationsapparat, den Darm sowie das Nervensystem; das größte Interesse beanspruchen die bei *A*, *C* und *B* auftretenden ganglienartigen Bildungen, die bei *A* und *C* den Ausgangspunkt für die neuen (medialen) Längsnerven bilden, bei *B* dagegen das Zentrum für den größten Teil der Nerven darstellen, die sich im rechten Hinterkörper vorfinden.

Ihre Bildung ist von der Größe der Hinterkörper, nicht von dem Vorhandensein mehrerer Copulationsapparate abhängig; es geht dies aus den Befunden an *D* und *E* hervor, bei welchen infolge der weitgehenden Wiedervereinigung der Spalthälften trotz des Vorhandenseins zweier Copulationsapparate keine Veränderung im normalen Verhalten der Markstränge eingetreten ist; auf die verhältnismäßig geringe Größe und Selbständigkeit des mittleren Hinterkörpers von *B* ist, wie ich glaube, auch hier das Fehlen eines besonderen Zentrums für die jedoch vorhandenen medialen Längsnerven zurückzuführen.

Die gleichzeitige oder doch annähernd gleichzeitige Bildung und Ablage mehrerer Kokons, mögen sie sich hinsichtlich ihres Inhaltes übereinstimmend verhalten oder nicht, kann bei der vollständigen Trennung der mit den einzelnen Copulationsapparaten verbundenen Keim- resp. Dotterstöcken — eine Ausnahme hiervon macht nur *F* — allein dadurch erklärt werden, daß durch den Übertritt von Keim- oder Dotterzellen in den einen Oviduct auf reflektorischem Wege auch eine Erregung der betreffenden Organe der anderen Seite stattfindet.

Der wie bei den Keimstöcken so auch allem Anscheine nach bei

---

1) STOPPENBRINK, 11, p. 543.

den Dotterstöcken zeitweilig bestehende verschiedene Reifezustand in den beiden Körperhälften wird den Austritt einer verschieden großen Menge von Dottermaterial zur Folge haben, und hieraus erklären sich die oft bedeutenden Differenzen in der Größe der Eikapseln eines Geleges, z. B. in dem 2. und 4. von *C*.

Die Dimensionen der Kokons sind allerdings auch noch von anderen Faktoren abhängig, und zwar von der Ausdehnung des Dotterstockgebietes, das mit dem betreffenden Copulationsapparate in Verbindung steht — es sei in dieser Hinsicht auf *B* verwiesen —, sowie von der Größe des Atrium masculinum, in dem die Kokonbildung vor sich geht; von diesem letzteren Gesichtspunkte aus lassen sich, wie ich glaube, die konstanten Größenunterschiede der Eikapseln von  $f_1$  (1,2 : 0,88 mm Durchmesser) und  $f_2$  (0,79 : 0,7 mm Durchmesser) verstehen.

Graz, Dezember 1912.

---

### Nachschrift.

Die Abhandlung A. BURR's: „Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süßwassertricladen“ (in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Syst., H. 6, 1912) wurde mir erst nach Absendung des Manuskripts der vorliegenden Abhandlung bekannt. Nach BURR nehmen im Gegensatz zu meinen Befunden die Oviductdrüsen an der Bildung der Kokonschale teil.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. BERGENDAL, F., Studier öfver Turbellarier. II. Om Bygnaden af Uteriporus Bgdl. Jämte andra Bidrag till Trikladernas Anatomi, in: Fysiogr. Sällsk. Lund Handl. (Ny Följd), Vol. 7, 1896.
  2. —, Zur Parovariumfrage bei den Tricladen, in: Festschr. LILLJEBORG, Upsala, 1896.
  3. BÖHMIG, L., Tricladenstudien. I. Tricladida maricola, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, 1906.
  4. CURTIS, W. C., The life history, the normal fission and the reproductive organs of Planaria maculata, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 30, Nr. 7, 1902.
  5. v. HOFSTEN, N., Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden, in: Zool. Anz., Vol. 39, 1912.
  6. IJIMA, J., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen (Tricladen), in: Z. wiss. Zool., Vol. 40, 1884.
  7. MATTIESEN, E., Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen, *ibid.*, Vol. 77, 1904.
  8. SCHULTZ, E., Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Ueber die Regeneration bei Turbellarien, *ibid.*, Vol. 72, 1902.
  9. STEINMANN, P., Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 25, 1908.
  10. —, Der Einfluss des Ganzen auf die Regeneration der Teile. Studien an Doppelplanarien, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 3, 1910.
  11. STOPPENBRINK, F., Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 79, 1905.
  12. WILHELMI, J., Tricladen, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 32, 1909.
-

## Erklärung der Abbildungen.

- agc* Atrium genitale commune  
*am* Atrium masculinum = Penisscheide  
*d* Darm  
*do* Dotterstock  
*dr* Drüsen  
*gö* Genitalöffnung (*göl*, *gör* linke resp. rechte Genitalöffnung)  
*l* linke Seite  
*mdr* muskulöses Drüsenorgan  
*N* Nerven  
*Nm* mediale Nerven  
*o* Mund (*ol*, *or* linke resp. rechte Mundöffnung)  
*ord* Oviduct (*ovdl*, *ovdr* linker resp. rechter Oviduct)  
*orde* unpaarer Oviduct  
*orvdl* Oviductdrüsen  
*P* männl. Copulationsorgan  
*p* Penis i. e. S.  
*pb* Penisbulbus  
*r* rechte Seite  
*rs* Receptaculum seminis = Uterus d. Autoren  
*va* Vagina = Ausführgang d. Recept. seminis (*val*, *var* linke resp. rechte Vagina)  
*vd* Vas deferens (*vdl*, *vdr* linkes resp. rechtes Vas deferens)  
*vs* Vesicula seminalis

### Tafel 27.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes von *C*, in der Höhe der Ves. sem. SEIBERT, Obj. I, Ok. 1.

Fig. 2—5. Teile von Querschnitten von *D* in der Region der Copulationsapparate. SEIBERT, Obj. I, Ok. 0.

### Tafel 28.

Fig. 6 (siehe Fig. 2—5).

Fig. 7—9. Dasselbe von *E*. SEIBERT, Obj. I, Ok. 0; *vdrla* rechtes laterales Vas deferens.

Fig. 10. Querschnitt von *A* in der Höhe der Nervenplatte *Np*. SEIBERT, Obj. I, Ok. 0.

Fig. 11. Querschnitt durch den Beginn des Hinterkörpers von *F*. SEIBERT, Obj. I, Ok. 1. Größe auf  $\frac{3}{4}$  reduziert.



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparats von *Tenebrio molitor* L.

Von

Cand. phil. **Theodor Kerschner.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Graz.)

**Mit Tafel 29–32 und 11 Abbildungen im Text.**

ZANDER hat in drei Spezialarbeiten nachgewiesen, daß die männlichen Genitalanhänge bei den Hymenopteren<sup>1)</sup>, Trichopteren<sup>2)</sup> und Lepidopteren<sup>3)</sup> „morphogenetisch durchaus gleichwertigen Anlagen ihre Entstehung verdanken“, und derselbe Autor hat dann in einer folgenden Publikation<sup>4)</sup> die Vermutung ausgesprochen, daß auch bei den übrigen Pterygoten die gleichen Verhältnisse vorliegen dürften.

Es schien mir daher von Interesse zu untersuchen, ob die Entwicklung der männlichen Copulationsorgane bei den Coleopteren sich in gleicher Weise vollzieht wie bei den früher erwähnten.

Bevor ich auf die Arbeit selbst eingehe, möchte ich an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Proff. Hofrat Dr. L. v. GRAFF und Dr. L. BÖHMIG, für das rege Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, herzlichst danken. Insbesondere

---

1) ZANDER (59).

2) ZANDER (60).

3) ZANDER (61).

4) ZANDER (62), p. 4.

aber bin ich Herrn Prof. Dr. L. BÖHMIG für die vielen, wertvollen Ratschläge zu stetem Danke verpflichtet.

Obwohl eine große Anzahl von Autoren sich vom vergleichend morphologischen Standpunkte aus mit dem männlichen Copulationsapparate der Coleopteren beschäftigt hat und die ungeheure Formenmannigfaltigkeit dieses Apparats dazu führte, in ihm ein gutes Unterscheidungsmerkmal der Arten zu sehen, so konnte trotzdem bisher für die Käfer die Ermittlung eines einheitlichen Bauplanes nur in die Wege geleitet werden. Die sichere Homologisierung der so verschieden gestalteten Stücke erscheint nur bei einzelnen Familien verlässlich durchgeführt, und ebenso schwierig war es natürlich, die Copulationsapparate der Coleopteren mit denen der früher erwähnten Gruppen zu vergleichen.

Wie zahlreiche Autoren feststellen, weisen im allgemeinen die männlichen Copulationsapparate der Käfer innerhalb der meisten Familien eine auffallende Übereinstimmung im Bauplane auf, dagegen ergeben sich sehr wesentliche Differenzen bei den Vertretern verschiedener Familien (vgl. z. B. *Lamellicornia* und *Scolytidae*).

„Das Studium des männlichen Geschlechtsapparates“, sagt ZANDER <sup>1)</sup> in bezug auf die Lepidopteren, „offenbart uns eine geradezu verwirrende Formenmannigfaltigkeit. Nichtsdestoweniger gelingt es bei sorgfältiger Analyse leicht, einen sämtlichen untersuchten Lepidopteren gemeinsamen Bauplan des abdominalen Hautskelettes und der Geschlechtsanhänge festzustellen, . . .“ In bezug auf die Käfer, bei denen die Formenmannigfaltigkeit eine viel größere ist (vgl. z. B. *Carabidae* und *Scolytidae*), glaube ich, daß die Feststellung der Entwicklung des Copulationsapparats für eine größere Anzahl von Formen notwendig sein wird, um die verschiedenen Stücke zu homologisieren und einen Einblick in den allen Käfern gemeinsamen Bauplan zu erlangen, dies um so mehr, als SCHRÖDER <sup>2)</sup>, meines Wissens der Einzige, der sich mit der Entwicklung des Begattungsapparats der Käfer beschäftigt hat, bei den Scolytiden in wichtigen Punkten zu anderen Auffassungen gekommen ist als ich.

Erschwert wird vorderhand der Vergleich auch dadurch, daß die verschiedenen Autoren die einzelnen in Betracht kommenden Teile sehr verschieden deuten und es sich auf Grund der vorliegenden Untersuchungen vielfach nicht sagen läßt, ob ein be-

1) ZANDER (61), p. 558.

2) SCHRÖDER (44), (45).

BERLESE, A.	2 <sup>1)</sup> 2 2 2 3	<i>Oryctes nasicornis</i> <i>Dytiscus</i> <i>Hydrophilus</i> <i>Lucanus cervus</i> <i>Melolontha</i>	epifallo ipofallo 10. Sternit (abd.) plaque basale	ipofallo perifallo ipofallo pince valves lamelles foliacées lamelles latérales valves latérales Parameren valvulae (innere Klappen) Penis	organo copulatore ipofallo + organo copulatore organo copulatore organo copulatore + flagello pedoncule de la vésicule de la verge penis gaine du penis penis tube penial Penis Penis (Rute) Penis
BOAS, J. E. V.	4	<i>Nebria cursor</i>	étui penial	valves	penis
BORDAS, L.	4	<i>Ophonus ruficornis</i>	partie antérieure de l'armure	lamelles foliacées	gaine du penis
ESCHERICH, K.	4	<i>Platynus assimilis</i>		lamelles latérales	penis
KOLBE, H. J.	9	<i>Brosicus cephalotes</i>	pars basalis (Basalstück)	Parameren	tube penial
KRAATZ, G.	28 31	<i>Hydrophilus</i> <i>Cetoniidae</i>	valvae (äußere Klappen)	valvulae (innere Klappen)	Penis (Rute) Penis
LINDEMANN, C.	33	<i>Scolytidae</i>	Stengel <sup>2)</sup>	2 valvulae laterales (Klappen) bivalvulär +	valvulae dorsales
ORMANCEY	36 36	<i>Scarabacidae</i> <i>Dytiscus</i>	Pedoncule   canal	Gabel	trivalvulär 1. Körper, 2. Füßchen, 3. Endplatten, 4. Anker, 5. Seitenplatten
PETTOUREAU, S. A.	39 39	<i>Hydrophilus</i> <i>Melolontha</i>	9. Sternit (abdom.) region antérieure du penis	valves valves valves Klappen	armure Penis Penis Penis
SCHWARZ, O.	46	<i>Blaps autumnalis</i>	pars basalis	Parameren	Penis
VERHOEFF, C.	47 47 47	<i>Lucanus cervus</i> <i>Hydrophilus</i> <i>Scarabacidae</i>	pars basalis pars basalis (Basalplatte) pars basalis   pars basalis prima   secunda Spiculum gastrale <sup>2)</sup>	Parameren Parameren Parameren	Flagellum Penis
KERSCHNER, TH.	55	<i>Scolytidae</i>		Gabel (Paramerenrest)	1. Penis, 2. Femora, 3. Endplatten, 4. Ankergestell, 5. Teile des Ankergestells
		<i>Tenebrio molitor</i> L.	Cardo	Valven	Penis

<sup>1)</sup> Nummern der Arbeit im Literaturverzeichnis.<sup>2)</sup> Ob dieses Stück dem Cardo oder einem Segment zuzurechnen ist, muß dalinstgestellt bleiben.

stimmtes Stück auf die Differenzierung eines Segments oder der Primitivzapfen zurückzuführen ist. In Zusammenhang hiermit steht auch, daß die Benennung der einzelnen Stücke, je nach der Auffassung der Autoren, eine sehr verschiedene ist, wie aus der beigefügten Tabelle (S. 339) ersichtlich wird.

Meine Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Ontogenese des männlichen Copulationsapparats bei *Tenebrio molitor* L., der deshalb als Untersuchungsobjekt gewählt wurde, weil sich von ihm stets genügendes Untersuchungsmaterial beschaffen läßt.

Beim Anfertigen von Schnittserien bereitete mir anfänglich die Härte des Chitins, nicht nur des ausgebildeten Käfers, sondern auch der Larven- und Puppenstadien, nicht geringe Schwierigkeiten.

Als beste Fixierungsmethoden erwiesen sich solche mit dem HENNINGS'schen Gemisch <sup>1)</sup>:

Salpetersäure, konz.	16 Teile
Chromsäure, 0,5%	16 „
Sublimat, gesättigte Lösg. in 60%igem Alk.	24 „
Pikrinsäure, gesättigte wässrg. Lösg.	12 „
Alkohol absolut.	42 „

Trotzdem ergaben sich auch bei diesem Verfahren einige Schwierigkeiten; störend war vor allen Dingen das Verbleiben von Luft in den Tracheen und hier und da auftretende Schrumpfungen.

Ich umging diese Nachteile dadurch, daß die Tiere, nachdem sie in Chloroformdämpfen betäubt worden waren, in destilliertes, auf 60°—70° C erwärmtes Wasser geworfen wurden, in dem sie so lange verblieben, bis sie untersanken.<sup>2)</sup>

Zur Fixierung wurde heiße Sublimatlösung, der einige Tropfen Eisessig zugesetzt worden waren, verwendet. Nach 24stündigem Verweilen übertrug ich die Objekte in kaltes HENNINGS'sches Gemisch, worin junge Larven und frischgehäutete Individuen 24, Tiere mit dickem, erhärtetem Chitin 48 Stunden verblieben.

Die Objekte wurden allmählich in steigendem Alkohol entwässert; aus dem absoluten Alkohol, in dem sie 24 Stunden verweilen müssen, wurden sie zunächst auf 24 Stunden in Cedernholzöl und dann auf 12—24 Stunden in Xylol übertragen; von hier kamen sie auf 24—48 Stunden in Paraffin. Notwendig ist es, die Tiere

1) in: Ztschr. wiss. Mikr., Vol. 17, 1900, p. 326.

2) ZANDER (59), p. 471.

vor Einlegen in den absoluten Alkohol an der Grenze von Thorax und Abdomen zu durchschneiden.

Bei derartig vorbereiteten Objekten war es möglich, Schnittserien von 5—7,5  $\mu$  herzustellen, eventuell unter Anwendung von Mastixkollodium.

Aufgeklebt wurde mit Eiweißglycerin. Ein Aufdrücken der Schnitte auf dem Objektträger mit dem Pinsel erschien vorteilhaft.

Um ein Loslösen der Schnitte beim Färben zu verhindern, wurden diese überdies nach HESSE's<sup>1)</sup> Vorschrift mit Photoxylinlösung überzogen.

Außerdem verwendete ich noch nach BÖHM's<sup>2)</sup> Angaben für Lepidopteren HENNINGS' Gemisch mit der doppelten Menge Salpetersäure; die Resultate waren weniger günstig wegen der Chromatin zerstörenden Wirkung.

Die von K. GEYER<sup>3)</sup> empfohlene Methode erwies sich weniger vorteilhaft; desgleichen auch die von HAMANN<sup>4)</sup> und KRÜGER<sup>4)</sup> angegebenen.

Gefärbt wurden die Schnittserien mit EHRLICH's Hämatoxylin und 0,1% igem Eosin.

Von besonderem Vorteil war es für mich, daß eine Arbeit von SALING<sup>5)</sup> über die Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor* vorlag, wodurch die Unterscheidung der männlichen und weiblichen Larven sehr erleichtert wurde. Äußerlich vermag man an der Larve allerdings das Geschlecht nicht festzustellen; es ist hierzu die Untersuchung der Gonaden notwendig. Nach SALING<sup>6)</sup> „tritt die Geschlechtsdifferenzierung am Ende der embryonalen Periode auf“, und zwar bilden sich<sup>7)</sup> „beim Hoden“ „sechs Divertikel, am Ovar zwölf in Übereinstimmung mit der in der Imago vorhandenen Zahl der Hodenbläschen bzw. Eiröhren“. Die Anzahl der Hodenbläschen bleibt, wie ich bestätigen kann, in allen postembryonalen Stadien gleich und beträgt 6.

Die Larve besteht aus Kopf und 13 Körpersegmenten, 3 thoracalen mit je einem Beinpaare und 10 abdominalen.

1) in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, p. 349.

2) in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 19.

3) in: Zool. Anz., Vol. 39, 1912, p. 376.

4) s. A. B. LEE-P. MAYER, Grundzüge d. mikrosk. Technik, 3. Aufl., p. 426.

5) SALING (42).

6) SALING (42), p. 276.

7) SALING (42), p. 278.

SALING <sup>1)</sup> nimmt dagegen nur 12 an, denn er sagt: „Der Mehlwurm gliedert sich in Caput, drei Thoracal- und neun Abdominal-segmente“; „das letzte Abdominalsegment läuft in zwei feine Chitinspitzen aus. . . .“ Er hat allem Anschein nach das letzte, d. h. 10.

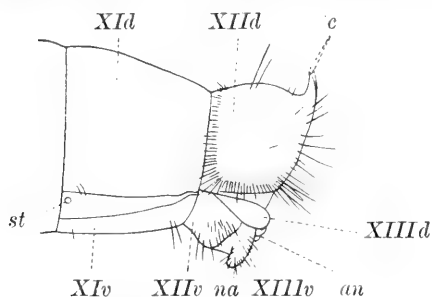


Fig. A.

Die letzten Segmente einer ausgewachsenen Larve. 10:1.

abdominale Segment (Textfig. A XIII) dem 9. (Textfig. A XII) zugerechnet.

Die beiden angeführten Chitinzähnen (Textfig. A c) am 12. Körpertergit (9. Abdtg.) nennt BERLESE <sup>2)</sup> Corniculi.

Während das 13. Tergit (XIIIId) schuppenförmig den After überdacht, besitzt das 13. Sternit (XIIIv) 2 deutlich sichtbare, ungegliederte, wurstförmige Nachschieber (Text-

fig. A na), die mit Muskeln ausgestattet sind.

Im Anschluß an VERHOEFF <sup>3)</sup> und ESCHERICH <sup>4)</sup> habe ich bei der Larve, Puppe und Imago Formeln für die Segmentierung angewendet, in denen die Bezeichnungen für nicht regelmäßig entwickelte Segmente in ( ) Klammern gesetzt sind, während die für stark rückgebildete in Rechtecke  $\square$  eingeschlossen werden. In der Numerierung der Segmente folge ich im allgemeinen ZANDER; die Tergite erhalten die Bezeichnung D, die Sternite V. Da die thoracalen Segmente nicht weiter hier behandelt werden, sondern nur die abdominalen, so beginnen die Formeln mit  $D_4$  und  $V_4$ . Dementsprechend würde die Segmentierung bei der Larve nebenstehende Formel zu erhalten haben (vgl. auch Textfig. A).

$$\frac{D_4 D_5 \dots D_{11} (D_{12}) (D_{13})}{V_4 V_5 \dots V_{11} (V_{12}) (V_{13})}$$

Auf Grund der Untersuchungen ZANDER's bei Hymenopteren <sup>5)</sup>, Trichopteren <sup>6)</sup> und Lepidopteren <sup>7)</sup> war es naheliegend, zu vermuten,

- 1) SALING (42), p. 240.
- 2) BERLESE (2), p. 334, fig. 405.
- 3) VERHOEFF (47).
- 4) ESCHERICH (9).
- 5) ZANDER (59).
- 6) ZANDER (60).
- 7) ZANDER (61).

daß auch bei den Coleopteren die Bildung der Geschlechtsanhänge am 12. Körper- resp. 9. Abdominalsternit erfolgen werde.

Äußerlich betrachtet, konnte aber bei *Tenebrio molitor* ebensowenig wie bei den Trichopteren und Lepidopteren an den letzten Sterniten eine Anlage wahrgenommen werden, die auf den Copulationsapparat hätte bezogen werden können.

Auf Schnittserien durch 3,5 mm lange Larven, die eben die Eihüllen verlassen hatten, ließ sich aber nahe dem hinteren Rande des 12. Sternits eine kleine, 10  $\mu$  breite, schlauchförmige Einstülpung erkennen, wie für eine 20 mm lange Larve in Textfig. B (*gtö*) dargestellt ist. Dem blinden proximalen Ende dieser Tasche (Fig. 1 *epgt*) liegt seitlich ein Paar symmetrisch angeordneter, kolbenförmiger Gebilde (Fig. 1 *adr*) an; diese Kölbchen springen jedoch keineswegs in die Tasche vor, von deren Epithel sie durch die Basalmembran getrennt sind. Die Tasche selbst ist die Anlage der Genitaltasche; aus den Kölbchen entwickeln sich die in den Textfig. E u. F (*adr*) dargestellten mächtigen Anhangsdrüsen des Copulationsorgans; die Frage, ob diese

Drüsen ecto- oder mesodermaler Herkunft sind, muß ich offen lassen, doch neige ich der letzten Ansicht zu, da sie die verdickten Enden der Vasa deferentia (Fig. 1 *vd*) bilden. MICHAELIS<sup>1)</sup> vertritt jedoch für *Apis* den Standpunkt, daß die Anhangsdrüsen ectodermaler Herkunft seien, indem er sagt: „Die vordere Wand der Genitaltasche stößt an zwei kurze, hohle Epithelschläuche, die schräg divergierend in die Leibeshöhle einragen und die Anlage der Vasa deferentia darstellen, die sich schon früher vom Ektoderm der Larvenhaut abgeschnürt haben.“ Derselben Auffassung ist auch ZANDER<sup>2)</sup> für

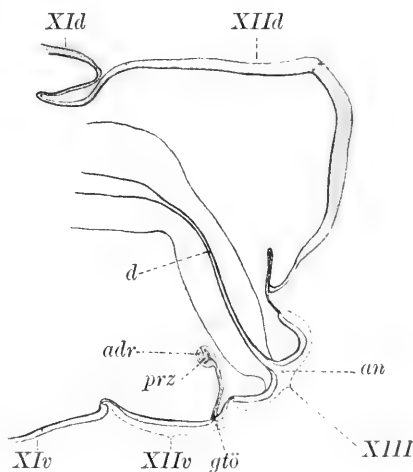


Fig. B.  
Sagittalschnitt durch eine 20 mm lange Larve. 26:1.

1) MICHAELIS (34), p. 446.

2) ZANDER (59), p. 472.

*Vespa germanica* auf Grund folgender Ausführungen: „Die beiden Vasa deferentia, die schon früher als kleine Blindschläuche an der Epidermis entstanden sind und sich von ihr abgeschnürt haben, liegen als zwei blind geschlossene, kurze Epithelsäcke nahe der medialen Basis der Primitivzapfen, . . .“

In den folgenden Stadien sind keine wesentlichen Veränderungen wahrzunehmen.

Mit dem fortschreitenden Wachstum der Larve nehmen die Anhangsdrüsen und die Genitaltasche an Größe zu; infolge Auseinanderweichens der Zellen macht sich zugleich in den ersteren eine Aushöhlung bemerkbar (Fig. 2 *adr*), und das bis jetzt sehr enge Lumen der Tasche erweitert sich.

Eine sehr wichtige Veränderung macht sich an ca. 20—24 mm langen Larven bemerklich, insofern am Boden der Genitaltasche zwei, den Kölbchen anliegende, von diesen durch die Basalmembran scharf geschiedene Zäpfchen auftreten, deren Bildung auf eine lebhaft Vermehrung der Epithelzellen der Tasche zurückzuführen ist. Die Zellen der Zapfen sind cylindrisch und außerordentlich schmal, sie unterscheiden sich hierdurch in etwas von denjenigen der Tasche; an ihrer freien Fläche bemerken wir eine relativ dicke, helle Cuticula, die sich in Entwicklung befindet.

Die beiden Zapfen (Fig. 3, 4 *pz*) sind die Primitivzapfen nach ZANDER<sup>1)</sup>, aus denen sich im wesentlichen der ganze Copulationsapparat entwickelt. Ein markanteres Hervortreten der Primitivzäpfchen wird bedingt durch die sich vergrößernden und gegen die Tasche vorwölbenden Anhangsdrüsen (Fig. 4 *adr*).

Mit der letzten Häutung vor der Verpuppung ist die erste Entwicklungsperiode, charakterisiert durch die Anlage der beiden Primitivzapfen, abgeschlossen; ihre Länge beträgt in diesem Stadium ca. 45  $\mu$ .

Die zweite und dritte Entwicklungsperiode sind von kurzer Dauer; eine jede umfaßt ungefähr 14 Tage. Der Beginn der zweiten ist mit der letzten larvalen Häutung gegeben. Der dritten wird angezeigt durch das Auftreten einer äußerst geringen Beweglichkeit und Aufhören der Nahrungsaufnahme. In den ersten 14 Tagen fressen die Tiere noch, jedoch immer seltener; in der zweiten Hälfte der Zeit ist die Aufnahme von Nahrung fast vollständig sistiert. Das Tier befindet sich dann in einer Art Ruhe-

1) ZANDER (59), p. 472; (60), p. 226; (61), p. 581.



stadium und reagiert auf leichte Berührungen nur wenig durch Zucken. Zu dieser Zeit tritt auch eine Verkürzung der Larven ein, da sich die Segmente fernrohrartig etwas ineinander schieben; das vordem lebhaft braun gefärbte Chitin nimmt eine mehr graubraune Färbung an und hebt sich von dem Epithel, an den letzten Sternitcn beginnend, allmählich ab.<sup>1)</sup>

In der zweiten Entwicklungsperiode nehmen die Primitivzapfen (Fig. 7, 8 *prz*) an Größe ( $135\ \mu$ ) ganz außerordentlich zu, und zugleich macht sich eine auffallende, gewebliche Differenzierung in ihnen bemerkbar (Fig. 7, 8). Es lassen sich an ihnen 2 Schichten unterscheiden, eine periphere und eine zentrale (Fig. 7, 8 *ep, m*). Die erstere ist hervorgegangen aus dem Epithel der Primitivzapfen, das sich nun insoweit verändert hat, als die Zahl der Zellkernschichten, die vordem 2—3 betrug, eine Vermehrung erfährt (3—5), und zugleich nehmen auch die Zellen selbst an Größe zu. Hierbei ist zu beachten, daß die Dicke der Epithelschichte nicht an allen Stellen die gleiche ist, wie auch aus Fig. 7 hervorgeht. An den ventralen Partien beträgt sie bis  $38\ \mu$ , in den medialen und dorsalen Partien hingegen 20—25  $\mu$ . Die innere Schichte (Fig. 7, 8 *m*) besteht aus spindelförmigen und verästelten, in unregelmäßigen Strängen und Gruppen angeordneten Zellen, zwischen denen sich größere und kleinere, von einer körnigen Masse erfüllte Lückenträume vorfinden. Diese Zellen entstammen, wenn nicht ausschließlich, so doch weitaus zum größten Teile jenem Zellenmaterial, das die Wandung der Anhangsdrüsen bildet. Fig. 9 gibt einen Schnitt durch ein etwas früheres Stadium als das in den Figg. 7 und 8 gezeichnete wieder. Man erkennt hier deutlich, wie eine Auflockerung der Zellen der Anhangsdrüsen und eine Veränderung ihrer Gestalt stattfindet (Fig. 9 *m*). Es ist möglich, wie angedeutet, daß auch aus dem Epithel der Primitivzapfen einzelne Zellen auswandern und sich an der Bildung der zentralen Masse beteiligen; jedenfalls ist das aber nur ein seltenes Vorkommen. Eine Folge dieser Zellwucherungen ist auch die auffallende Größenzunahme der Primitivzapfen.

Zu gleicher Zeit erfolgt auch die Anlage des Ductus ejaculatorius, und zwar entsteht dieser dadurch, daß das blinde, spaltförmige Ende kopfwärts auswächst (Fig. 5—7 *de*). Es beteiligen sich hierbei speziell die dorsalen Partien der Tasche, und weiterhin

1) SALING (42), p. 240.

kommen für die Bildung des Bodens des Ductus ejaculatorius auch die hinteren, ventralen, sich miteinander vereinigenden Teile der Primitivzapfen in Betracht; die ventralen Partien der Genitaltasche haben dagegen keinen Anteil an der Bildung des Ausspritzungskanals. Hierdurch wird auch die Bildung jenes breiten, aber kurzen Blindsackes erklärt, der in Fig. 6 (*vgt*) unterhalb des Ductus ejaculatorius noch als ein Rest der Genitaltasche entgegentritt. Die Eingangsöffnung des Ductus wird mithin, wie man sich auch ausdrücken könnte, nur in ihrem dorsalen Teile von dem eigentlichen Genitaltaschenepithel geformt, während die seitlichen und ventralen Anteile von dem Epithel der Primitivzapfen gebildet werden.

Infolge des sehr intensiven Wachstums des Ductus ejaculatorius werden die Anhangsdrüsen aus ihrer ursprünglichen Lage gedrängt und gegen den Kopf hin verschoben.

Die Länge der Genitaltasche hat gegen das frühere in Fig. 4 abgebildete Entwicklungsstadium wenig zugenommen. Dort betrug ihre Länge 382  $\mu$ , jetzt ist sie 405  $\mu$  lang. Dagegen ist infolge der bedeutenden Größenzunahme der Zapfen die Tasche besonders in ihrem proximalen Teile stark erweitert, so daß sie jetzt eine birnförmige Gestalt aufweist. Auch eine Änderung in der Lage macht sich bemerklich. Anfänglich war sie viel steiler gestellt als jetzt.

Die dritte Entwicklungsperiode ist äußerlich dadurch charakterisiert, wie schon früher erwähnt, daß die Larve in eine Art Ruhestadium verfällt und keine Nahrung mehr zu sich nimmt. Während dieser Zeit vollziehen sich in der Larve sehr wesentliche Umformungen, insofern sich die Genitaltasche nach außen umstülpt, neben der Eingangsöffnung in den Ductus ejaculatorius ein zweites Paar zapfenartiger Gebilde auftritt und die Gesamtumwandlung des Larvenabdomens in das der Puppe erfolgt. Es ist selbstverständlich, daß sich in dieser Zeit auch an Kopf und Thorax Veränderungen vollziehen, die aber hier nicht berücksichtigt werden, ebensowenig jene Umbildungen am Abdomen, die nicht in Beziehung zum Copulationsapparat stehen.

Die Abstoßung der larvalen Cuticula vollzieht sich am Schlusse aller dieser Veränderungen; sie wird aber schon in der zweiten Entwicklungsperiode eingeleitet. Wie die Figg. 5—8 erkennen lassen, hat sich bereits die Cuticula von dem Epithel im Bereich der Sternite der letzten 3 Segmente abgehoben; der hierdurch geschaffene Raum ist erfüllt von einer sehr feinkörnigen, mit Eosin und Hämala-

toxylin nicht färbbaren Flüssigkeit. Eine ähnliche Veränderung ist auch innerhalb der Genitaltasche zu erkennen; auch hier wird die Cuticula vom Epithel abgehoben.

Die Formveränderungen der Genitaltasche lassen sich am besten aus den Figg. 10—12 erkennen. Fig. 10 stellt einen etwas seitlich von der Medianebene gelegenen Längsschnitt dar. Man erkennt aus demselben, daß sich die neue, zwischen den beiden Sternchen (Fig. 10 *\*rgt*) befindliche Taschenöffnung sehr stark vergrößert hat. Die Tasche selbst ist außerordentlich breit und hat besonders in querer Richtung, wie aus den Figg. 11 und 12 hervorgeht, eine bedeutende Ausdehnung erfahren. In Fig. 10 ist überdies die frühere Öffnung *gtö* zu erkennen, an welcher sich noch die abgestoßene Cuticula *cu'* anschließt. Infolge dieser Verflachung der Genitaltasche treten die beiden Primitivzapfen, die bei jenem Exemplar, von dem Fig. 10 stammt, eine Länge von 215  $\mu$  hatten, aus der Tasche selbst heraus (Fig. 12—15). Daß diese Zapfen bei oberflächlicher Betrachtung jetzt noch nicht erkennbar sind, sondern nur auf Schnitten wahrgenommen werden können, ist natürlich darauf zurückzuführen, daß die larvale Cuticula (Fig. 10—15 *cu'*) noch vorhanden ist; erst späterhin, wenn das Puppenabdomen freiliegt, sind sie als 2 ansehnliche Zäpfchen sichtbar (Textfig. Da, *va*).

In diesem Stadium tritt fernerhin am distalen Ende des Ductus ejaculatorius zwischen den beiden Primitivzapfen eine kleine paarige Verdickung des Epithels auf (Fig. 12—14 *pz*), die sich auch in den Ductus in Form zweier Wülste fortsetzt.

Die Primitivzapfen selbst verschmelzen in ihren proximalen Partien (Fig. 12 *ca*, 13 *va*) sowohl auf der dorsalen als auch ventralen Seite und bilden so gewissermaßen eine Fortsetzung des Ductus ejaculatorius. In ihren distalen Partien dagegen bleiben sie vollständig voneinander gesondert (Fig. 14, 15 *va*).

Am Ductus ejaculatorius ist ein weiteres Wachstum in proximaler Richtung festzustellen, wodurch auch die Anhangsdrüsen cranialwärts verschoben werden.

In histologischer Beziehung ist hervorzuheben, daß jetzt bereits am Ausspritzungskanal sich die Differenzierung der Ringmuskulatur vollzieht (Fig. 11 *rm*).

Während bei den von ZANDER<sup>1)</sup> untersuchten Pterygoten (*Vespa*

---

1) ZANDER (59), p. 473, 475, 477—478; (60), p. 227—228; (61), p. 581—582.

*germanica*, *Bombus*, *Limnophilus bipunctatus* und *Parapoynx stratiotaria*) vor der Bildung des Ductus ejaculatorius sich die beiden Primitivzapfen in je einen medialen („Peniszapfen“) und lateralen („Valva“) Teil differenzieren, würde nach MICHAELIS<sup>1)</sup> bei *Apis mellifica* der Ductus ejaculatorius („Copulationsrohr“) vor der Abspaltung der Peniszapfen („Deckplatten“) von den Primitivzapfen in Form einer Einstülpung auftreten, die vom Grunde der Genitaltasche ausgeht. Da sich ZANDER<sup>2)</sup>, soweit *Apis* in Betracht kommt, auf die Befunde von MICHAELIS stützt, scheint ihm die Zeit der Entstehung des Ductus ejaculatorius, ob vor oder nach Bildung der Peniszapfen, von keiner wesentlichen Bedeutung hinsichtlich der Homologisierung der auftretenden Zapfenbildungen zu sein. Es können demnach die Peniszapfen vor oder nach der Anlage des Ductus ejaculatorius sich bilden. In allen Fällen handelt es sich hier bei der Bildung der Peniszapfen um eine Abgliederung durch einen Einschnitt oder eine Abspaltung von dem dorsalen und medialen Teil der Primitivzapfen. Diese zerfallen demnach in eine mediale und eine laterale Partie, von denen die letztere in die Bildung der Valven, die erstere in die der Peniszapfen eingeht.

Bei *Tenebrio molitor* tritt die Anlage des Ductus ejaculatorius erheblich früher auf als die jener Gebilde, welche ich den Peniszapfen homologisieren möchte. Es ist allerdings hierbei in Betracht zu ziehen, daß dieses zweite dorsal und medial gelegene Zapfenpaar meinen Befunden nach nicht direkt aus den Primitivzapfen in Form einer Abspaltung sich vollzieht, wie es bei den übrigen von ZANDER und MICHAELIS untersuchten Formen der Fall ist, sondern es handelt sich hier vielmehr um eine Wucherung des Epithels der dorsalen Wand der Genitaltasche im Bereich zunächst der Region der Primitivzapfen. Da dieses natürlich im innigen Zusammenhange mit dem der Zapfen steht, so erscheint mir der bestehende Unterschied nicht so wesentlich und tiefgreifend, daß auf eine Homologisierung der Peniszapfen von *Tenebrio* mit denen der Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren verzichtet werden müßte. Leider geben MICHAELIS und ZANDER von den betreffenden Entwicklungsstadien keine Schnittbilder, sondern nur schematische Figuren, so daß ein Vergleich in dieser Hinsicht schwierig ist. Die Primitivzapfen selbst würden nun nach dieser Auffassung den

1) MICHAELIS (34), p. 449—450.

2) ZANDER (59), p. 479.

Valven im Sinne ZANDER's<sup>1)</sup> und den Parameren nach VERHOEFF<sup>2)</sup> entsprechen.

Die weiteren Veränderungen, die noch in dieser dritten Entwicklungsphase auftreten, bestehen in einer Verdickung und Größenzunahme der beiden Peniszapfen, die jedoch, wie die Figg. 13 u. 14 zeigen, nicht als vollkommen selbständige Gebilde auftreten, sondern wulstförmig verdickte Partien der dorsalen Wand der zwischen den beiden Valven befindlichen Partie der Genitaltasche darstellen. Diese löst sich distal von den Valven los, und bildet so ein selbständiges Stück, das mit den ersteren einen spaltförmigen Raum umschließt der als die erste Anlage der Penistasche aufzufassen ist.

In beistehender Textfig. C erkennt man fernerhin, daß die Valven sowie die die Peniszapfen enthaltende Platte bereits eine dicke Cuticula abgeschieden haben.

Die, wie ich schon früher erwähnte, stark erweiterte Genitaltasche erstreckt sich auf der ventralen Seite, wie auch aus den Figg. 11—14 ersichtlich ist, erheblich weiter nach vorn als auf der dorsalen Seite. Jener Teil der Genitaltaschenwandung, welcher in der

Verlängerung der Valven gelegen ist, mithin das Dach dieses ventralen Teiles der Tasche bildet (Fig. 11, 12 *ca*), geht weiterhin in die Bildung jenes Teiles des Copulationsapparats ein, der von ZANDER<sup>3)</sup> als *Cardo*, von VERHOEFF<sup>4)</sup> als *Pars basalis* bezeichnet wird.

Während das 13. Tergit sich nicht wesentlich verändert, werden die beiden Nachschieber des 13. Sternits beim Abheben der Cuticula

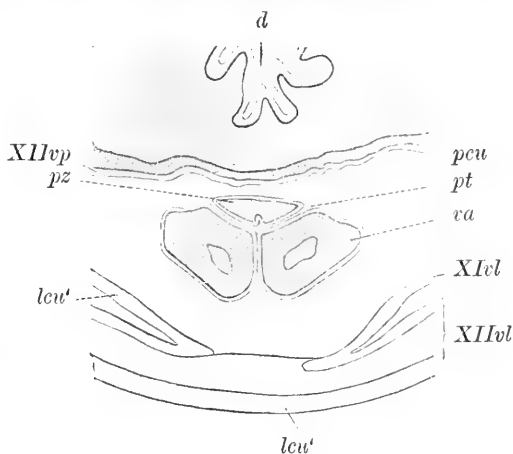


Fig. C.

Querschnitt durch eine Puppe kurz vor dem Auschlüpfen aus der Larvenhaut. Ende der 3. Entwicklungsperiode. 62:1.

1) ZANDER (59), p. 463; (60), p. 195; (61), p. 566.

2) VERHOEFF (47), p. 119.

3) ZANDER (59), p. 463.

4) VERHOEFF (47), p. 120.

vom Epithel vollständig rückgebildet, wodurch vom 13. Sternit selbst nur ein kleiner dem Anus ventralwärts dicht anliegender Wulst zurückbleibt. Gleichzeitig tritt am 12. Tergit die bereits bei der Larve durch die beiden Corniculi angedeutete Tendenz zur Spaltung im bilateralen Sinne in erhöhtem Maße auf. Es bilden sich unter der Larvenhaut zwei mächtige, etwas nach auswärts divergierende Zinken, die an ihren Enden mit feinen Chitinspitzen ausgestattet sind.

Mit dem proximalen Tiefenwachstum der Genitaltasche dringt auch die Intersegmentalmembran zwischen dem 11. und 12. Sternit in derselben Richtung vor, wodurch das 12. Sternit unter das 11. geschoben erscheint.

Ist die Entwicklung nun soweit vorgeschritten, so reißt die alte Larvenhaut nahtförmig auf der Dorsalseite des Thorax, und die Puppe schlüpft aus.

Es beginnt hiermit das vierte Entwicklungsstadium.

An der Puppe fallen vor allem am Abdomen die beiden gabelförmig nach hinten ragenden Zinken des 12. Tergits auf, während das 12. Sternit äußerlich nur als kleine Schuppe wahrzunehmen ist, welche die basalen Teile der beiden deutlich sichtbaren, vorgestülpten Valven von untenher verdeckt, die ihrerseits die beiden Peniszapfen überlagern. Das 13. den Anus umschließende Segment ist nur bei einzelnen Individuen von außen sichtbar.

Das 4. (1. Abd.) Sternit wird vom Metathorax überlagert und starke Querfaltungen deuten bereits auf die Reduktion dieses Sternits hin.

Die Segmentformel für die Puppe lautet mithin:

$$\frac{D_4 D_5 \dots D_{11} (D_{12}) (D_{13})}{\boxed{V_4} V_5 \dots V_{11} (V_{12}) (V_{13})}$$

Während bei der Larve äußerlich keine Geschlechtsunterschiede beobachtet werden konnten, ist die Unterscheidung von männlichen und weiblichen Puppen bei *Tenebrio* durch die Verschiedenheit der deutlich sichtbaren Gonapophysen (Textfig. Da, b) leicht möglich, worauf schon SALING<sup>1)</sup> hingewiesen hat.

Das Puppenstadium dauerte bei einer ständigen Temperatur von 24° C im Brutofen 7—9 Tage. Unter normalen Verhältnissen stellte R. MANGER nach BACHMETJEW<sup>2)</sup> für 188 Exemplare im Mittel 16½ Tage fest.

1) SALING (42), p. 241.

2) BACHMETJEW (1), p. 236.

Die junge, eben gebildete Puppe besitzt in der Anlage bereits alle wesentlichen Teile des fertigen Geschlechtsapparats; die weitere Entwicklung beschränkt sich auf allerdings recht bedeutende Umformungen der vorhandenen Stücke. Diese Differenzierungen treten erst in der 2. Hälfte des Puppen- oder 5. Entwicklungsstadiums auf. Zum mindesten sind sie nach meinen Befunden erst in dieser Zeit auffällig.

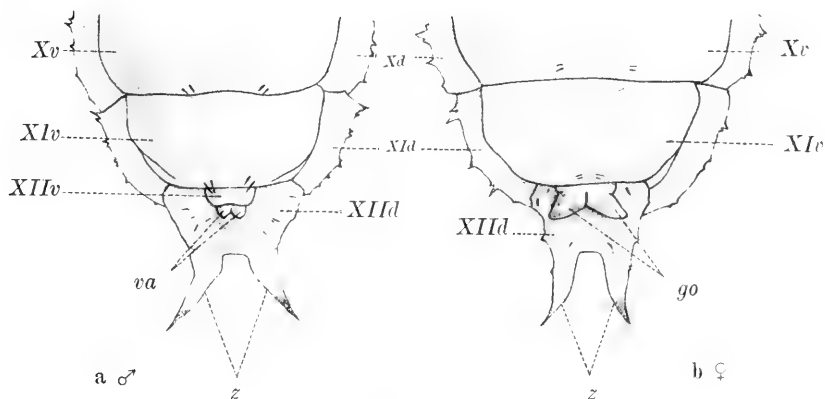


Fig. D.

Die letzten Segmente und die Gonapophysen a einer männlichen, b einer weiblichen Puppe (Ventralseite).

Betrachten wir den Copulationsapparat an einer eben ausgeschlüpften Puppe, also im 4. Stadium auf Querschnitten (Fig. 16 bis 18), so finden wir, daß die Valven, wie schon früher erwähnt wurde, an Größe ganz bedeutend zugenommen haben (Textfig. Da), wodurch auch der auf den Schnitten 12—14 zwischen ihnen resp. den Peniszapfen befindliche Raum außerordentlich reduziert wird. Man vergleiche die Figg. 12—14 mit den Figg. 17 u. 18. Ebenso macht sich eine Verschmelzung der Valven in distaler Richtung bemerkbar.

In einiger Entfernung von der Spitze der Valven treten die Querschnitte der Peniszapfen auf (Fig. 17 *pz*). Die beiden Peniszapfen sind in ihrem distalen Teile als zwei selbständige Stücke zu erkennen. Der sie trennende Spalt (Fig. 17) verschwindet (Fig. 18) jedoch alsbald. Weiter cranialwärts bilden die Valven sowie die beiden Peniszapfen einen im Querschnitt dreieckigen Körper, an dem Grenzlinien zwischen den vier ihn bildenden Stücken, den beiden

Valven und den 2 Peniszapfen, nicht mehr zu erkennen sind, und nur die Anordnung der Epithelzellenkerne läßt einigermaßen die Grenzen zwischen Peniszapfen und Valven feststellen. Je mehr wir uns der Öffnung des Ductus ejaculatorius nähern, desto undeutlicher werden die beiden Peniszapfen, und schließlich gehen sie in eine Epithelschichte über, die mit dem anstoßenden dorsalen Epithel der Valven vollständig in eines zusammenfließt. Fig. 18 bietet in dieser Hinsicht ein instruktives Bild. Wir bemerken hier in der Mitte den Beginn des Ductus ejaculatorius (*de*), über diesem liegen eben noch kenntlich die proximalen Enden der Peniszapfen (*pz*), und seitlich davon sehen wir die Valven (*va*).

Eine wesentliche Veränderung des Epithels dieser Stücke scheint nicht eingetreten zu sein. Die Zellen sind außerordentlich schlank und hoch. Die Kerne der Zellen liegen in 2, 3, ja zuweilen in 4 Schichten übereinander, und man erhält zunächst den Eindruck, daß das Epithel mehrschichtig ist; bei der Betrachtung dünnerer Schnitte ist es mir allerdings zweifelhaft erschienen, ob das Epithel wirklich mehrschichtig oder nicht vielmehr einschichtig ist, und es würden alsdann die Kerne der außerordentlich schlanken Zellen in verschiedener Höhe gelegen sein. Die Cuticula ist von bedeutender Dicke (Fig. 16) und springt auf der Ventralseite in der Medianlinie in Form einer kleinen Firste (Fig. 16, 17 *f*) nach innen vor. In der zentralen Partie bemerkt man zahlreiche Durchschnitte von Tracheen (Fig. 16—18 *tr*). Auf den früheren Stadien der Entwicklung fehlten Tracheen in dieser Schichte nicht vollständig, doch waren sie viel spärlicher, und ich glaube, daß ursprünglich in eine jede Valve, wie es auch von ZANDER<sup>1)</sup> bei *Vespa germanica* beobachtet wurde, nur ein Tracheenstämmchen hineinwächst, das sich entweder reich verästelt oder in zahlreiche Schlingen gelegt hat. Mit Rücksicht auf die Befunde an späteren Stadien ist das letztere Verhalten das wahrscheinlichere, wobei natürlich nicht in Abrede gestellt werden soll, daß von den größeren Stämmen kleinere abzweigen. Das zwischen den Tracheendurchschnitten befindliche Gewebe macht einen fettgewebeartigen Eindruck; es besteht aus verästelten Zellen, zwischen denen größere und kleinere Lückenräume vorhanden sind. Manche derselben liegen vielleicht auch in den Zellen selbst, doch läßt sich eine sichere Unterscheidung zwischen den inter- und intrazellulären Lücken nicht machen. Ob diese

1) ZANDER (59), p. 472.



Räume ursprünglich von Fett erfüllt sind, vermag ich nicht zu sagen, da keine entsprechenden Färbemittel (Sudan, Osmiumsäure) angewendet wurden.

Der Ductus ejaculatorius hat infolge weiteren Längenwachstums die beiden Anhangsdrüsen, die schon eine bedeutende Größe erreicht haben, noch weiter proximalwärts verschoben. Eine Folge dieser Verschiebung ist die knieförmige Biegung, welche die Vasa deferentia

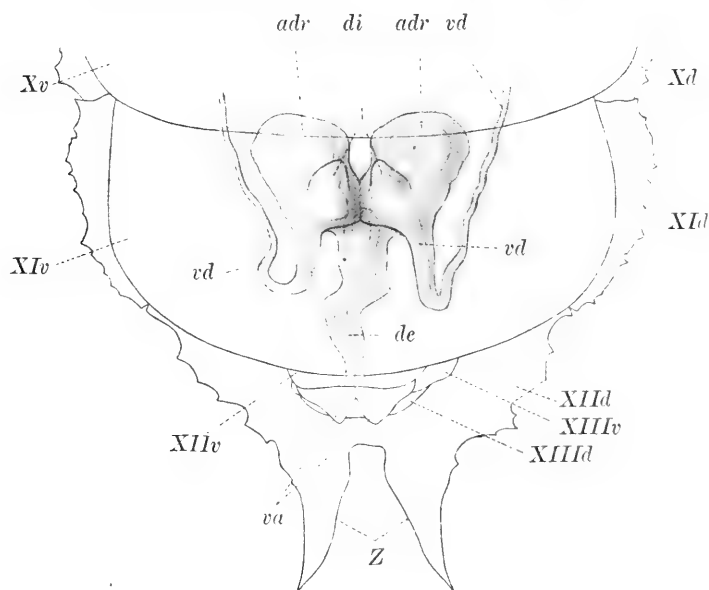


Fig. E.

Anhangsdrüsen und Ductus ejaculatorius bei einer jungen Puppe. (Aus Querschnitten rekonstruiert.) Textfig. E zeigt dasselbe Stadium wie die Figg. 16—19. Ansicht von der Ventralseite.

kurz vor ihrer Einmündung in die Anhangsdrüsen machen. An diesen sind 2, symmetrisch zur Medianebene angeordnete Diver-tikelchen aufgetreten, welche in der Folge an Größe sehr bedeutend zunehmen. In diesem Stadium ist an den akzessorischen Drüsen bereits eine Ringmuskulatur festzustellen. Eine Verbindung des Ductus ejaculatorius mit den Anhangsdrüsen besteht zurzeit noch nicht. Die beigegefügte Textfig. E zeigt die topographischen Beziehungen, die zwischen dem Ausspritzungskanal, den Anhangsdrüsen und den Vasa deferentia bestehen.

Ungefähr nach dem 3. bis 4. Tage der Puppenruhe begann unter

der Puppenhülle die Bildung der Imago und damit das fünfte Entwicklungsstadium.

Bei den gestaltlichen Veränderungen, welche zur Bildung der Imago führen, wird auch hier wie bei der Bildung der Puppe die Cuticula abgehoben, und es tritt zwischen dieser und dem Epithel eine körnige, nicht färbbare Substanz auf, in welcher stark lichtbrechende, mit Eosin sich lebhaft färbende Körnchen zu erkennen sind, die ich für Fettkörnchen halte; anfänglich sind dieselben in großer Menge vorhanden, mit fortschreitender Entwicklung jedoch werden sie immer weniger.

Ferner ist darauf hinzuweisen, was auch von SALING<sup>1)</sup> hervorgehoben wurde, daß zu dieser Zeit eine sehr bedeutende Verkürzung des Weichkörpers eintritt, wodurch auffällige Verschiebungen bedingt werden, die bei einem Vergleich der Figg. 16—19 mit den Figg. 20—28 in Betracht zu ziehen sind. So würde z. B. Fig. 19 des vierten Stadiums, soweit der Weichkörper in Betracht kommt, mit Fig. 28 des nun zu betrachtenden fünften zu vergleichen sein. In beiden sind die distalen Enden der Valven durchschnitten; während sie aber in dem ersteren vollständig frei liegen und das 13. Segment über sie zu liegen kommt, sind sie in Fig. 28 (va) vollständig in das 12. Segment zurückgezogen.

Auffallend ist an Individuen dieser Bildungsperiode vor allem das große Längenwachstum des Copulationsapparats. Während er im Anfang des Puppenstadiums (Fig. 16—19), von der Spitze der Valven bis zum Grunde der Genitaltasche gemessen,  $310\ \mu$  lang war, hat er am Ende desselben eine Länge von  $1,875\ \mu$  erreicht. Dabei hat der Copulationsapparat in den distalen Partien an Dicke wesentlich eingebüßt, wie aus dem Vergleich der auf die junge Puppe bezughabenden Figg. 16—19 mit den Figg. 20—28 hervorgeht; diese letzteren betreffen das Endstadium der Puppenruhe, stellen mithin bereits Verhältnisse dar, wie wir sie mit Ausnahme von gewissen Lageveränderungen beim Käfer antreffen. Abgesehen von den angedeuteten Veränderungen am Copulationsapparate treten in dieser Zeit auch noch recht beträchtliche Formveränderungen auf, die die letzten Segmente betreffen.

Infolge des bedeutenden Wachstums des Copulationsapparats in der Längsrichtung bei gleichzeitiger Dickenabnahme hat auch die bei der Umstülpung im dritten Entwicklungsstadium verflachte

1) SALING (42), p. 241.

Genitaltasche, und zwar speziell in ihrer ventralen Partie, an Länge sehr beträchtlich zugenommen und eine entsprechende Ausdehnung kopfwärts erfahren (Fig. 20—22, 24 *gt*). Bei der jungen Puppe lagen das 12. und 13. Sternit (Fig. 16 *XIIv* u. *XIII*) den beiden verschmelzenden Valven (*va*) und dem Cardo dicht an.

Am Puppenabdomen konnte zwischen Cardo und Valven keine scharfe Trennungslinie festgestellt werden; eine solche tritt jedoch jetzt bei der Anlage der Imago deutlich hervor, und es läßt sich nunmehr dieser Teil des Copulationsapparats als diskordantes Stück gut charakterisieren.

Der Cardo hat in seiner vordersten Partie die Form einer Rinne (Fig. 20, 30 A *lca*), die sich weiter distalwärts zu einem Rohre schließt (Fig. 21, 22 *lea*, *kca*), wie auch aus Fig. 30 A hervorgeht, die sich allerdings auf ein späteres Stadium, in dem die Chitinisierung vorgeschritten ist, bezieht; die dorsale Wand des Rohres überragt noch weiter analwärts zungenartig die ventrale (Fig. 23, 24 *sp*, *lca*) und steht hier in direktem Zusammenhang mit den Valven (*va*).

Bezüglich dieser war schon früher angegeben worden, daß sie in ihren vorderen Teilen in der Medianlinie miteinander verschmelzen, während die distalen getrennt bleiben. Die Valven bilden mithin ein an seinem hinteren Ende gespaltenes Rohr, dessen Entstehung aus paarigen Anlagen aber auch jetzt noch und später durch eine dorsale und ventrale Furche (Fig. 25—28) ersichtlich ist. Im Vergleich mit dem Stadium 4 (Fig. 16—19) hat dieses, in seinen caudalen Partien elliptisch, in seinen cranialen mehr kreisförmige Rohr an Größe erheblich abgenommen (Fig. 25, 26); und zwar dürfte diese Abnahme der Querdurchmesser durch das bedeutende Längenwachstum zu erklären sein. Der Verbindung der Valven mit dem zungenförmigen Fortsatz des Cardo auf der dorsalen Seite wurde schon gedacht; ebenso stehen sie mit dem Cardo auf der Ventralseite und in den seitlichen Partien in direkter Verbindung. Die Trennung wird jetzt markiert durch eine Furche, die sich auf der Ventralseite ein wenig nach vorn wendet, so daß hier die verschmolzenen Valven mit einem schnabelförmigen Fortsatz in einen entsprechenden Ausschnitt des Cardo vorspringen (Fig. 23 *va*).

Eine der auffallendsten Veränderungen bei der Bildung des Imagoabdomens ist ferner das starke Tiefenwachstum der Penistasche (Fig. 21—27 *pt*). Bei der Bildung der Puppe kaum als solche erkenntlich (Textfig. C *pt*), reicht sie jetzt bis weit in den

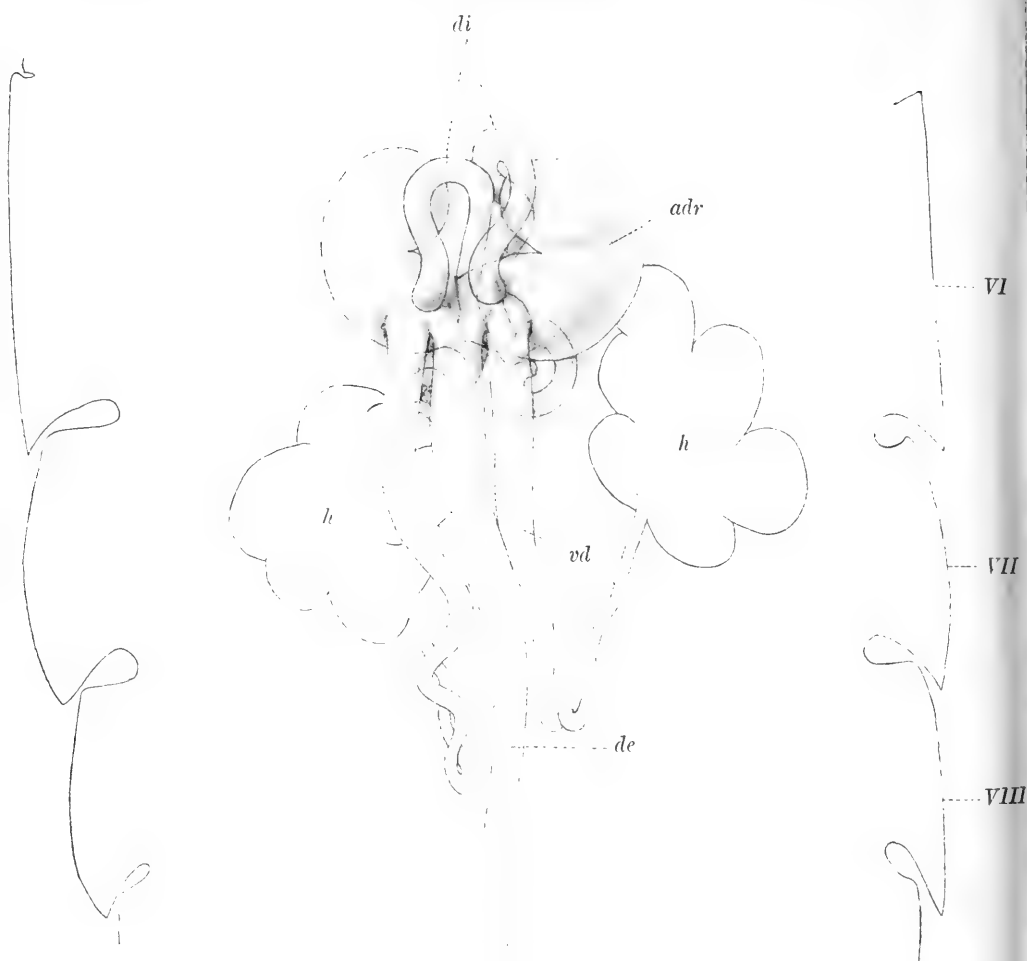


Fig. F.

Anhangsdrüsen und Ductus ejaculatorius eines Käfers (aus Flächenschnitten rekonstruiert). Ansicht von der Ventralseite.

Cardo, und zwar ist sie ebenso wie die Genitaltasche auf der Ventralseite erheblich tiefer als auf der dorsalen (Fig. 20—22 *pt*).

Die Peniszapfen, die an ihren distalen Teilen (Fig. 27 *pz*) ebenso wie die Valven voneinander getrennt sind, wachsen gleichzeitig mit der Penistasche cranialwärts vor, verschmelzen in diesen Partien und umgeben röhrenförmig den Ductus ejaculatorius (Fig. 23 bis 26 *p*). Da die Penistasche auf der ventralen Seite viel weiter

kopfwärts reicht als auf der dorsalen, tritt uns der Penis in seinem vorderen Teil als ein Längswulst entgegen (Fig. 22 *p*); das Epithel des Penis geht demnach in das der Tasche auf der dorsalen Seite früher über als auf der gegenüberliegenden.

Die ursprünglich bei der Larve im 12. Segment am Ende der Vasa deferentia angelegten Anhangsdrüsen wurden bereits zu Beginn des Puppenstadiums durch das mächtige Längenwachstum des Ductus ejaculatorius in das 11. und 10. Segment nach vorn gedrängt (Textfig. E *adr*); aus demselben Grunde gelangen sie nun in den Bereich des 6. Segments (Textfig. F *adr*).

Auch die Hoden, die bei der Larve im 9. Segment liegen, werden allmählich in das 7. und 6. Segment verlagert. Die Vasa deferentia haben in ihrem cranialwärtsführenden Schenkel an Umfang zugenommen (Textfig. F *vd*).

Die Anhangsdrüsen erhalten eine bohnenförmige Gestalt; die beim Beginn des Puppenstadiums angelegten Divertikel wachsen in lange, gewundene Schläuche aus (Textfig. F *di*).

Schließlich tritt der früher blind endende Ductus ejaculatorius durch je einen kurzen Verbindungsschlauch mit den großen Anhangsdrüsen an der Einmündungsstelle der Vasa deferentia in Kommunikation. Textfig. F zeigt alle diese Verhältnisse.

Die Segmente erfahren folgende Umgestaltungen (Textfig. G u. Fig. 31): Das 13. Tergit behält seine ursprüngliche, schuppenförmige Gestalt bei und überdeckt den Anus (Fig. 26, 31 *XIII d*); das betreffende Sternit wird vollständig rückgebildet. Die weitgehendste Veränderung erleidet das 12. Segment, das die Form einer Zuckerklinge erhält. Die, wie mir scheint, bei der Larve durch die beiden Corniculi (Textfig. A *c*) angedeutete, bei der Puppe (Textfig. D *z*) durch die Ausbildung der beiden mächtigen Zinken weiter fortgeschrittene Spaltung des 12. Tergits geht hier so weit, daß am Genitaltergit (d. h. *XIII d*) die lateralen Partien fast allein erhalten bleiben und nur durch eine schmale, dorsale Brücke in Zusammenhang stehen. Es entstehen dadurch 2 löffelförmige Platten (Fig. 26 *XIII d*), die an ihrer konkaven Außenseite ebenso wie das 13. Tergit (Fig. 31 *XIII d*) starke Borsten entwickeln. Das 12. Sternit, das bereits bei der Bildung der Puppe fast ganz unter das 11. verlagert wurde, wird nun noch weiter nach vorn geschoben und erreicht schließlich den hinteren Rand des 9. Sternits. Auch das 12. Sternit zeigt in hohem Grade die Tendenz der bilateralen Spaltung; von ihm bleiben ebenfalls nur die lateralen Partien in

größerer Ausdehnung erhalten, und zwar nehmen sie die Form zweier Leisten an, die, nach vorn konvergierend, einander unter einem spitzen Winkel berühren (Fig. 24, 25, 31 *XIIv*). Der zwischen diesen beiden Stäben befindliche Teil wird dagegen zu einer dünnen Membran (Fig. 24, 31). Infolge der erwähnten hochgradigen Verschiebung nach vorn kommt der hintere Rand des Sternits unter den vorderen Teil des entsprechenden Tergits (*XIIId*) zu liegen, und es bilden die beiden löffelförmigen Platten des letzteren direkt die Fortsetzung der lateralen, stabartigen Sternitpartien (Fig. 31 *XIIv*, *XIIId*). Dadurch wird die eigentümliche Umbildung dieses Segments in die einer Pinzette mit verbreiterten Enden herbeigeführt, die bei

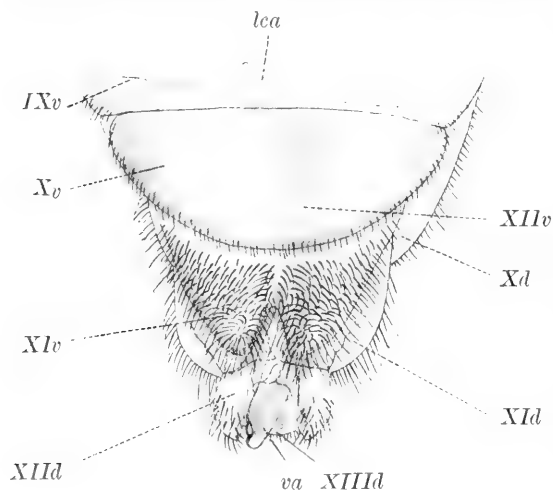


Fig. G.

(Chitinskelet der letzten abdominalen Segmente und des Copulationsapparats eines Käfers nach einem Kalilaugenpräparat. Durch den Druck des Deckglases ist der Copulationsapparat auf die Seite gedreht.

der Copula zweifellos eine wichtige Rolle spielen dürfte; es sei darauf hingewiesen, daß dieser physiologische Teil des Copulationsapparats bereits vor VERHOEFF<sup>1)</sup> und ESCHERICH<sup>2)</sup> auf das 9. Abdominalsegment zurückgeführt wurde. Die Veränderungen am 11. Sternit sind geringfügiger, es bildet sich nur an seinem hinteren Ende ein ungefähr dreieckiger Ausschnitt, wie Textfig. G (*XIv*) zeigt; ausgezeichnet ist es

durch einen besonders reichen Borstenbesatz (Fig. 25, 26, Textfig. G *XIv*), während das 9. und 10. Segment und das 11. Tergit nur am Rande Borsten tragen und keiner besonderen Formveränderung unterliegen (Textfig. G). Die zwischen dem 10. und 11. Sternit befindliche Intersegmentalmembran dringt bis gegen den vorderen Rand des 10. Segments vor und bildet einen Schlauch (Fig. 21, 22 *ism XI—X*).

1) VERHOEFF (47), p. 136—137.

2) ESCHERICH (12), p. 44.

Außer den großen morphologischen Veränderungen in diesem 5. Entwicklungsstadium treten auch wesentliche histologische uns entgegen. Das Epithel des Copulationsapparats, das bei der jungen Puppe noch den Eindruck eines mehrschichtigen Epithels erwecken konnte, ist jetzt zweifellos einschichtig, wie aus den Figg. 20—28 ersichtlich ist. Bedenken bezüglich der Einschichtigkeit könnten nur bestehen hinsichtlich der distalsten Teile der Valven und des Penis einerseits (Fig. 27, 28 *va, p*) sowie der proximalen Partien der Genitaltasche und des 12. Sternits andererseits (Fig. 20, 21); hier sind die Kerne des Epithels in 2—4 Schichten angeordnet, doch glaube ich, daß dies nur eine Folge der außerordentlichen Schlankheit der Zellen ist. Die Epithelzellen der Penistasche fallen dadurch auf, daß an ihrer freien Fläche zäpfchenförmige Fortsätze auftreten, die später chitinisieren und dadurch einen dichten, bürstenartigen Besatz der Penistasche ergeben (Fig. 24—26); und zwar sind diese Borsten im distalen Teil (Fig. 26) der Tasche erheblich länger als an deren proximalen (Fig. 24). Auf der dorsalen Seite legen sich das äußere (Fig. 29 *va, ep*) und das innere (Penistaschen-) Epithel (Fig. 29 *va, ep'*) der Valven und des Cardo dicht aneinander, auf der ventralen dagegen sind beide Epithelien weiter voneinander entfernt; infolgedessen treffen wir an der zuerst genannten Stelle nur spärliche Mengen des Fett- resp. Bindegewebes. Dieses zwischen den Epithelien gelegene Gewebe besteht am ganzen Copulationsapparat ursprünglich aus Fettgewebe, Tracheen und Muskeln in ansehnlicher Zahl. Es wurde früher angegeben, daß dieses Bindegewebe aus verästelten Zellen besteht, zwischen denen mehr oder weniger große Lückenräume vorhanden sind. In der Folge findet man zunächst an Stelle dieses Gewebes eine fast homogen erscheinende Substanz, in welcher da und dort Kerne eingelagert sind, zuweilen von kleinen, vacuolenartigen Räumen umgeben. Später erscheint die Zahl der Kerne vermindert und die homogene Grundsubstanz erscheint mehr granuliert und färbt sich jetzt stärker mit Eosin als vordem. Von Tracheen treten sowohl im Penis als auch in den Valven sowie im Cardo nur je ein Paar großer Stämme auf, die ab und zu kleinere abgeben; sie verlaufen da wie dort immer in den seitlichen Partien. Die Muskeln sind um diese Zeit, d. h. in der 5. Entwicklungsperiode, schon sämtlich angelegt; ihre Besprechung wird später erfolgen.

Das einschichtige Epithel des Ductus ejaculatorius scheidet eine mächtige, mit Zähnchen besetzte, chitinige Intima ab; gegen die

Anhangsdrüsen nehmen die Epithelzellen ungefähr um das Dreifache an Höhe zu. Vom Austritt aus dem Cardo an ist der Ductus von einer starken Ringmuskulatur umgeben, die nach vorn an Mächtigkeit gewinnt.

Das Epithel der beiden Verbindungsschläuche ist dem des angrenzenden Ausspritzungskanals gleich und setzt sich von dem Epithel der Anhangsdrüsen scharf ab. Die chitinige Intima des Ausspritzungskanals verstreicht in den beiden Verbindungsschläuchen allmählich. Im Gegensatz zum Ductus ejaculatorius besitzen sie eine nur dünne Ringmuskelschicht, die in gleicher Stärke sich auch an den beiden großen Anhangsdrüsen vorfindet.

Das Epithel der letzteren besteht aus äußerst schmalen, dafür aber hohen, spindelförmigen Drüsenzellen. Eine chitinige Intima konnte weder an Schnittserien noch an Kalilaugenpräparaten nachgewiesen werden.

Die Divertikel zeigen ein hohes cylindrisches Drüsenepithel und eine äußerst dünne Ringmuskulatur.

Ein Drüsenepithel ist auch in den verdickten Teilen der von einer dünnen Ringmuskelschicht umgebenen Vasa deferentia vorhanden.

Das Secret der großen Anhangsdrüsen ist ein äußerst feinkörniges, erythrophiles; hingegen liefern die Divertikel und die dicken Teile der Vasa deferentia ein cyanophiles.

Ist die Entwicklung nun soweit vorgeschritten, so kommt es zur Abscheidung des Chitins am Copulationsapparat und den Segmenten.

Die übersichtlichsten Bilder bieten hierfür die Copulationsapparate von Käfern, die mit Kalilauge behandelt sind (Fig. 30, 31). Wie ich noch besonders hervorheben will, bestehen zwischen dem Copulationsapparat der ausgewachsenen Käfer und dem noch in der Puppenhülle befindlichen Verschiedenheiten hinsichtlich der Lage. Es findet nämlich bei oder nach dem Ausschlüpfen eine Drehung des ganzen Copulationsapparats um ungefähr  $180^{\circ}$  statt (Fig. 30A, B). Es ist zu beachten, daß die Figg. 30B u. 31 die Verhältnisse für alte Käfer zeigen, bei denen der Copulationsapparat um  $180^{\circ}$  gedreht erscheint.

Eine nur ganz dünne, schmiegsame Cuticula kleidet die Genitaltasche aus (Fig. 30, 31 *gt*). Die Valven entwickeln hauptsächlich in den seitlichen Partien mächtige Chitinplatten, die fast auf der ganzen Ventralseite durch eine dicke Chitinnrinne (Fig. 32 *va, r*) mit-



einander verbunden sind, im proximalen Teil aber vollständig verschmelzen und einen unter den Cardo vorspringenden, schnabelförmigen Fortsatz bilden, der wohl ein Abknicken der Valven an dieser Stelle verhindern soll. Mit Ausnahme der Ventralseite und der distalsten, löffelförmig abgesetzten, in den Figg. 30, 31 mit *l* bezeichneten Partien sind die Valven untereinander und mit dem Cardo durch dünne Chitinhäutchen verbunden (Fig. 32 *va, v. Dr. d*). Die Innenfläche der Valven, die den proximalen Teil der sogenannten Penistasche umschließen, während der vordere innerhalb des Cardo gelegen ist, wird von einer dünnen Cuticula ausgekleidet, der die schon erwähnten Zapfen aufsitzen (Fig. 32 *cu, gt*). Am Cardo (Fig. 30, 31 *lca, kca*) treten zwei aus dickem Chitin bestehende, rinnenförmige Stücke auf, deren Ränder durch eine feine Chitinmembran verbunden sind und mithin, soweit sie einander berühren, eine leichtgebogene Röhre bilden. Die ventrale Rinne (Fig. 30 A, *lca*) setzt sich weiter nach vorn fort als die dorsale (Fig. 30 A, *kca*); diese letztere überragt dafür die erstere analwärts, und zwar in Form zweier lanzettförmiger Spitzen (Fig. 30 *sp*), zwischen denen nur eine dünne Chitinmembran dorsal ausgespannt ist. Diese Membran sowie die beiden Spitzen entsprechen dem früher erwähnten zungenförmigen Fortsatz (Fig. 23, 24 *sp*). Zu beachten ist auch die sensenförmige Krümmung des ganzen Cardo; die Konkavität ist, wie aus Fig. 30A ersichtlich, gegen die Dorsalseite des Tieres gewendet; nach der früher erwähnten Drehung sieht sie natürlich gegen die ventrale Seite (Fig. 30B). In den proximalsten Partien des Cardo hat sich dessen Epithel an das der Genitaltasche dicht angelegt; infolgedessen verschmilzt hier das Chitin des Cardo mit dem der Genitaltasche (Fig. 30, 31 *x*). Das Chitin tritt am längeren, rinnenförmigen Cardostück in den seitlichen Partien besonders mächtig in Form zweier sich nach vorn verbreiternder Längsleisten auf (Textfig. Kb *lca*). Das Epithel des Penisrohres scheidet in seinen lateralen Teilen zwei symmetrisch zur Medianlinie gelegene starke chitinige Leisten ab, die sowohl dorsal als ventral durch dünne Chitinmembranen miteinander verbunden sind (Fig. 32 *p*). Nach vorn nähern sich diese beiden Chitinleisten auf der Ventralseite des Penis und vereinigen sich schließlich zu einer zungenförmigen, dicken Chitinplatte (Textfig. Kb *p*). In seinen hinteren Partien, die den nicht verschmolzenen Teilen der Peniszapfen entsprechen, wird natürlich auf der gesamten Oberfläche dieser stabförmigen Partien eine Chitincuticula abgesondert.

An den Segmenten wird sie, mit Ausnahme des 12., der Segment-

form entsprechend abgeschieden (Textfig. G—J, Fig. 31). Am 12. Tergit (Fig. 31 *XIId*) hingegen werden lediglich an den lateralen Stücken die äußeren, konvexen Partien mit je einer löffelförmig gestalteten Chitinplatte überdeckt; jede dieser beiden Platten setzt sich in ihren proximalen und ventralen Teilen wieder in einen Chitinstab fort. Diese Stäbe sowie eine dünne, dazwischen befindliche Chitinlamelle repräsentieren das 12. Sternit (Fig. 31 *XIId*, *XIv*).

Infolge der Chitinisierung schimmern nun unter der Chitinhülle der Puppe am Abdomen insbesondere die letzten Segmente der Imago durch (Textfig. H). Die Imagines sprengen bald darauf die schützende Hülle. Die zuerst ganz hellgelben Käfer werden alsbald dunkler und haben nach 3—4 Tagen die definitive Färbung erlangt.

Am Abdomen (Textfig. J) fällt vor allem die Reduktion der Sternite des 4. und 5. Segments auf, die ganz von den Coxae des Metathorax überdeckt werden und keiner stärkeren Chitinisierung unterliegen; das 6. Sternit zeichnet sich im Gegensatz zu dem 4. und 5. durch bedeutende Größe aus. Von den Tergiten ist das 4. (1. Abdom.) mit einem größeren Stigma ausgestattet (Textfig. *Jst<sub>4</sub>*)

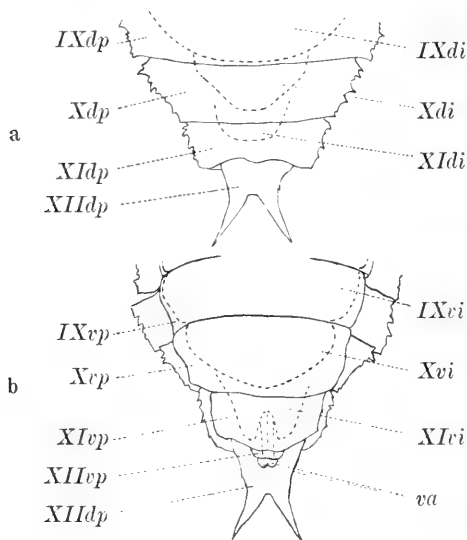


Fig. H.

Die letzten abdominalen Segmente einer Puppe mit durchschimmerndem Imagoabdomen. a von der Dorsal-, b von der Ventralseite.

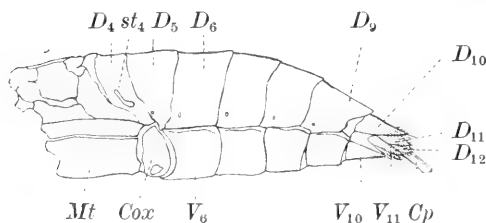


Fig. J.

Abdomen eines Käfers (*Tenebr. m. L.*) mit abgehobenen Flügeln.

und dadurch leicht kenntlich. Die letzten Segmente sind stark mit Borsten besetzt; von ihnen sind für gewöhnlich das 12. und 13. Tergit unter dem 11. verborgen. Das 12. Sternit ist infolge seiner Lage nie von außen zu sehen, und von den Resten des 13. werden die zarten, faltigen Chitinmembranen ventral vom Anus gebildet, die nach vorn in die Genitaltasche ohne Grenze übergehen.

Die Segmentformel lautet demnach:

$$\frac{D_4 \ D_5 \ D_6 \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ D_{10} \ D_{11} \ (D_{12})(D_{13})}{\boxed{V_4} \boxed{V_5} (V_6) \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ V_{10} (V_{11}) (V_{12}) \boxed{V_{13}}}$$

Wenn wir von einem Käfer mit vollständig erhärtetem Chitin Kalilaugenpräparate oder Querschnittserien des Genitalapparats anfertigen, so fällt

vor allem, wie schon erwähnt wurde, auf, daß der im allgemeinen zylindrische

Copulationsapparat gegen seine bisherige Lage um einen Winkel von fast  $180^\circ$  um seine Längsachse gedreht ist. Die Drehung erfolgte nach meinen Befunden an allen untersuchten Individuen im Sinne des Uhrzeigers, und zwar wird diese Drehung durch die Kontraktion der als bald zu erwähnenden Muskeln  $mu_5$   $mu_6$   $mu_8$  (Textfig. K)

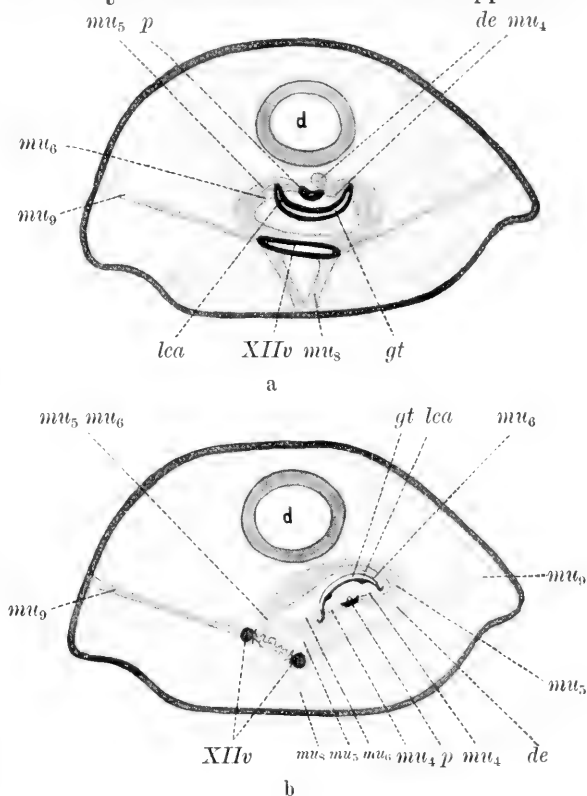


Fig. K.

Schema der Drehung des Copulationsapparats aus Querschnitten konstruiert. a Vor der Drehung (♂. Entwicklungsstadium). b Nach der Drehung (ausgeschlüpfter Käfer).

bedingt. Eine Folge dieser Drehung ist auch die starke Faltung der Genitaltasche. Von Wichtigkeit scheint mir dabei zu sein, daß infolge der Drehung der ganze Copulationsapparat nunmehr gegen die ventrale Seite gekrümmt ist, wie Fig. 30B darstellt, während bisher seine Konkavität und mithin auch die Spitze des Organs gegen die Dorsalseite gerichtet war (Fig. 30A). Da das Männchen bei dem Copulationsakt auf dem Rücken des Weibchens sitzt, wäre das Ein-

führen des Penis ohne die geschilderte Lageveränderung ein Ding der Unmöglichkeit.

Im Stadium der Erektion wird nicht nur der Penis vorgestreckt, der durch die rinnen- bzw. röhrenförmige Gestalt des Cardo und der Valven eine sichere Führung erhält, sondern es findet auch eine Umstülpung der mit Borsten besetzten Penistasche statt, und es werden diese an der distalen Umbiegungsstelle steil aufgestellt (Textfig. L, Fig. 30). Das Vorstrecken des

Copulationsapparats nach abwärts wird auch durch den Ausschnitt am 11. Sternit wesentlich begünstigt.

Die bei dem Ausstülpen resp. Zurückziehen sowie bei der Drehung des Copulationsapparats in Betracht kommenden

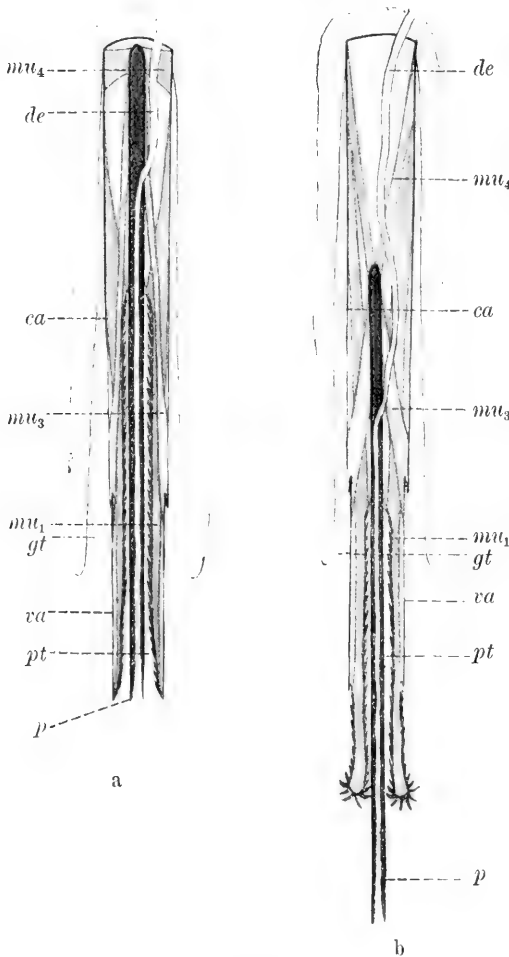


Fig. L.

Schema der Ausstülpung des Copulationsapparats. a Ruhelage, b mit ausgestülptem Penis und ebensolcher Penistasche.

Muskeln sind folgende. Die mächtigen Längsmuskeln, die von der Penistasche zu dem langen rinnenförmigen Cardostück verlaufen (Fig. 21, 22, 26, 32, Textfig. L  $mu_1$ ); sie dienen zur Retraktion der Penistasche. Als ihre Antagonisten betrachte ich die vom ventralen zum dorsalen Cardostück ziehenden Muskelbündel, welche besonders in den vorderen Partien erheblich stärker entwickelt sind als in den hinteren. Ihre Kontraktion bedingt eine Verengung des Cardolumens; da hierdurch die in diesem enthaltene, wahrscheinlich flüssige Substanz nach hinten gepreßt wird, dürfte ein Ausstülpen der Penistasche bewirkt werden (Fig. 21, 22  $mu_2$ ). Am kopfwärts gelegenen, ventralen Teil des Penis inserieren Längsmuskeln, die in zwei symmetrisch angeordneten Paketen zum hinteren ventralen Teil des Cardio und teilweise auch zum verwachsenen Stück der Valven ziehen (Fig. 20 bis 22, Textfig. L  $mu_3$ ); sie dienen zur Vorstülpung des Penis. An den vorderen lateralen Teilen des Penis inserieren Muskeln, die zum Teil zum Rande des ventralen, rinnenförmigen Cardostückes (Fig. 20, Textfig. K, L  $mu_4$ ), zum Teil um dessen Rand biegend, zum 12. Sternit verlaufen (Fig. 20, Textfig. K  $mu_5$ ); die ersteren ziehen den ausgestülpten Penis in das Cardolumen zurück, die letzteren dienen neben anderen Muskeln zu der früher erwähnten Drehung des Copulationsapparats. Diese Drehung wird hauptsächlich bewirkt durch die einseitige Kontraktion von symmetrisch angeordneten Muskeln, die den Cardio mit dem 12. Sternit verbinden und am Rande des rinnenförmigen Stückes inserieren (Textfig. K a, b  $mu_6$ ). Am vordersten Ende der Genitaltasche (Fig. 30, 31  $x$ ) setzen sich Muskeln an, die nach hinten zum 12. Sternit ziehen (Fig. 20—22  $mu_7$ ); sie vollführen, da bei der Abscheidung des Chitins, das der dort engen Tasche mit dem des Cardio verschmilzt, die Vorstreckung des ganzen Copulationsapparats. Das 12. Sternit verbinden einerseits kräftige Muskeln mit der schlauchförmig eingesenkten Intersegmentalmembran zwischen 11. und 10. Sternit und andererseits langgestreckte Muskelstränge mit dem 10. Tergit (Fig. 22, Textfig. K  $mu_8$ ,  $mu_9$ ).

Fassen wir die wichtigsten Veränderungen in den einzelnen Entwicklungsperioden nochmals kurz zusammen, so ergeben sich folgende Resultate:

1. Die aus dem Ei schlüpfende Larve besitzt in der Nähe des hinteren Randes des 12. Sternits eine Einstülpung des Körperepithels, die Anlage der Genitaltasche; ihrem blinden Ende liegen ein Paar keulenförmiger Gebilde an, aus denen die Vasa deferentia

und Anhangsdrüsen hervorgehen. Vor der letzten larvalen Häutung entwickeln sich am Grunde der Genitaltasche 2 Zäpfchen, die Primitivzapfen. Hiermit ist die erste Entwicklungsperiode abgeschlossen.

2. Zwischen den Primitivzapfen stülpt sich, und hierdurch ist vornehmlich die zweite Entwicklungsperiode charakterisiert, der Ductus ejaculatorius ein, der die Anhangsdrüsen proximalwärts drängt.

3. Im dritten Stadium legt sich die Puppe an. Zwischen den verschmelzenden Primitivzapfen, die in die Bildung der Valven eingehen, entsteht am distalen Ende des Ductus ejaculatorius aber noch im Bereich der Genitaltasche ein zweites Paar von Zäpfchen; es sind dies die Peniszapfen. In diese Periode fällt auch die Bildung des Cardo. Am Ende derselben findet die Umstülpung der Anlage des Copulationsapparats statt, und es wird eine seichte Penistasche angelegt.

4. Ruhestadium der Puppe.

5. In der fünften Periode, in der die Umwandlung in die Imago erfolgt, treten an den vorhandenen Stücken gestaltliche und histologische Veränderungen auf, das Chitin wird abgeschieden und die endgültige Form des Copulationsapparats festgelegt. Dieser tritt durch zwei vom Ductus ejaculatorius ausgehende Verbindungsschläuche mit dem akzessorischen Teil des Genitalapparats in Kommunikation.

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit denen von SCHRÖDER<sup>1)</sup> bei Scolytiden, so ergibt sich vor allem ein wesentlicher Unterschied, der das Segment, an dem die Einstülpung der Genitaltasche erfolgt, betrifft. SCHRÖDER<sup>2)</sup> sagt in bezug auf *Ips (Tomicus) typographus* L.: „Wenn die beiden von den Hoden auslaufenden Verbindungsrohre das Ende des achten Abdominalsegmentes erreicht haben, so beginnt auch die erste ektodermale Einstülpung sich zu bilden. Dieselbe geht unpaar aus der Hypodermis hervor, . . .“ „ . . .<sup>3)</sup> Nahe an der siebenten Ventralplatte verändern sich die Zellen; sie dringen in das Innere des Larvenkörpers vor; . . .“ Nach SCHRÖDER entsteht also die erste ectodermale Einstülpung zwecks Anlage des Copulationsapparats bei *Ips (Tomicus) typographus* L. am 8. abdominalen bzw. 11. Körpersternit und nicht wie bei

---

1) SCHRÖDER (44), (45).

2) SCHRÖDER (45), p. 91.

3) SCHRÖDER (45), p. 92.

*Tenebrio molitor* am 12. Körpersegment. Dieser Unterschied könnte vielleicht durch die bei den Scolytiden auftretende Reduktion der abdominalen Segmente sich ergeben. Meine Befunde an *Tenebrio* stimmen sehr gut in diesem Punkte mit den ZANDER'schen Untersuchungen, die sich auf *Vespa germanica*<sup>1)</sup>, *Bombus*<sup>2)</sup>, *Apis*<sup>3)</sup>, *Limnophilus bipunctatus*<sup>4)</sup> und *Paraponyx stratiotaria*<sup>5)</sup> beziehen, und mit den Ergebnissen von MICHAELIS bei *Apis*<sup>6)</sup> überein. SCHRÖDER geht dann leider bei der weiteren Besprechung der Entwicklung der Genitalanlagen nicht näher auf die Beziehung der Anfangsstadien des chitinen Copulationsapparats zu den bei dem Scolytiden so kompliziert gebauten fertigen ein, sondern bespricht hauptsächlich die Genese der Anhangsdrüsen und des Ductus ejaculatorius. Er sagt<sup>7)</sup> von den Differenzierungen des Copulationsapparats bei der Larve nur, wobei er sich der Bezeichnungen LINDEMANN's<sup>8)</sup> bedient: „Die erste chitinige nunmehr halbkreisförmige Anlage hat sich nun verbreitert, auf allen Schnitten, welche durch die Anlage in diesem Stadium geführt sind, fallen uns die hellen, chitinen Streifen Fig. 6 *ch* auf; die chitinige Anlage bildet jetzt eine Rinne, jedenfalls die erste Anlage zu der Gabel<sup>9)</sup>, welche LINDEMANN als eins der drei primären, bei keiner Species fehlenden Stücke bezeichnet. In der Mitte, innen entspringt aus dieser Rinne die schon vorhin erwähnte Einstülpung Fig. 6 *z*, welche sich auch verstärkt hat und jetzt einen Zapfen, vermutlich die erste Anlage zu dem dritten von LINDEMANN bezeichneten Stück, dem Stengel, bildet.“ Bezüglich der Bildung des Ductus ejaculatorius ergibt sich jedoch zwischen *Ips* (*Tomicus*) *typographus* L. und *Tenebrio molitor* L. eine Übereinstimmung, insofern auch SCHRÖDER<sup>10)</sup> die Entstehung des Ausspritzungskanales als eine mediane Einstülpung angibt.

Vergleichen wir nun die Entwicklung des männlichen Copulationsapparats von *Tenebrio molitor* mit

---

1) ZANDER (59), p. 471.

2) ZANDER (59), p. 477.

3) ZANDER (59), p. 479.

4) ZANDER (60), p. 225.

5) ZANDER (61), p. 580.

6) MICHAELIS (34).

7) SCHRÖDER (45), p. 94.

8) LINDEMANN (33).

9) Nach VERHOEFF Paramerenrest; s. Tabelle!

10) SCHRÖDER (45), p. 94 u. 95.

den Untersuchungen ZANDER'S<sup>1)</sup> bei den Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren, so ergeben sich ganz auffällige Übereinstimmungen. ZANDER schreibt in seiner Arbeit<sup>2)</sup>: „Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren“: „Ich konnte nachweisen, daß in allen drei Insektengruppen die Geschlechtsanhänge morphologisch durchaus gleichwertigen Anlagen ihre Entstehung verdanken. Diese Homologie kommt zum Ausdruck:

1. in der Anlage einer der Form nach verschiedenen Einsenkung (Genitaltasche) der zwölften Bauchschuppe,
2. in der Entwicklung eines Paares einfacher Primitivzapfen am Grunde der Genitaltasche,
3. in der sekundären Spaltung jedes Zapfens in ein laterales (Valva) und ein mediales (Penis) Stück,
4. in der Entstehung des Penis aus ursprünglich paarigen Anlagen.“

Die Genitaltasche und die Primitivzapfen zeigen anfänglich in ihrer Entwicklung bei den von ZANDER<sup>3)</sup> und MICHAELIS<sup>4)</sup> untersuchten Formen die größte Übereinstimmung, und ganz ähnliche Verhältnisse finden wir in dieser Hinsicht bei *Tenebrio molitor*. Auch im Hinblick auf die Entstehung des Penis aus ursprünglich paarigen Anlagen stimmen die Befunde an *Tenebrio* mit denen der erwähnten Hexapoden überein, es ergeben sich jedoch, von den Unterschieden in der weiteren Entwicklung abgesehen, bemerkenswerte bezüglich der Bildung der Peniszapfen selbst. Bei allen von ZANDER und MICHAELIS untersuchten Arten handelt es sich um eine „secundäre Spaltung“<sup>5)</sup> der Primitivzapfen, hier aber um eine Wucherung des den Primitivzapfen dorsal zunächst liegenden Genitaltaschenepithels.

Der Zeitpunkt der Einstülpung des Ductus ejaculatorius ist im Hinblick auf die Bildung der Peniszapfen bei den einzelnen Formen, wie es scheint, verschieden. Während die Bildung des Ausspritzungskanalns nach ZANDER<sup>6)</sup> bei *Vespa*, *Bombus*, *Limnophilus* und *Parapoynx* nach der Abspaltung der Peniszapfen erfolgt, tritt

1) ZANDER (59), (60), (61), (62).

2) ZANDER (61), p. 589.

3) ZANDER (59), (60), (61).

4) MICHAELIS (34).

5) ZANDER (61), p. 589.

6) ZANDER (59), p. 473, 475, 477—478; (60), p. 227—228; (61), p. 581—582.



dieselbe nach MICHAELIS<sup>1)</sup> bei *Apis* und nach meinen Befunden bei *Tenebrio* vor der Bildung der Peniszapfen auf.

Die auf Grund seiner Untersuchungen an Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren von ZANDER<sup>2)</sup> ausgesprochene Vermutung, daß die männlichen Genitalanhänge aller Insecten „morphogenetisch durchaus gleichwertigen Anlagen ihre Entstehung verdanken“<sup>3)</sup>, vermag ich, wie aus der vorliegenden Arbeit hervorgeht, für die Coleopteren insofern zu bestätigen, als auch bei diesen „die Entwicklung eines einzigen Primitivzapfenpaares am Grunde einer dem postsegmentalen Rande der 12. Bauchschuppe benachbarten Genitaltasche“<sup>4)</sup> den Ausgangspunkt der Bildung des ganzen Copulationsapparats darstellt; wenn auch die Bildung des Penis insbesondere bei *Tenebrio* in etwas anderer Weise verläuft als bei Hymenopteren, Trichopteren und Lepidopteren, so sehen wir doch, daß er da wie dort aus einer paarigen Anlage hervorgeht, die in dem einen Falle direkt durch Abspaltung aus den Primitivzapfen entsteht, in dem anderen einer Epithelwucherung ihren Ursprung verdankt, die zwischen den Primitivzapfen gelegen ist und sich direkt an diese anschließt. Mit Rücksicht auf die innigen, räumlichen Beziehungen der Penisanlage zu den Primitivzapfen möchte ich diesen verschiedenen Bildungsweisen des Penis keine fundamentale Bedeutung beimessen.

Graz, im Oktober 1912.

---

1) MICHAELIS (34), p. 449—450.

2) ZANDER (62), p. 4.

3) ZANDER (61), p. 589.

4) ZANDER (62), p. 27.

### Literaturverzeichnis.

1. BACHMETJEW, P., Experimentelle, entomologische Studien. 1. Bd.: Temperaturverhältnisse bei Insekten, Leipzig 1901.
2. BERLESE, A., Gli insetti. Vol. 1: embriologia e morfologia, Milano 1909.
3. BOAS, J. E. V., Organe copulateure et accouplement du Hanneton, in: Overs. Dansk. Vid. Selsk. Forh., 1892, p. 239—261.
4. BORDAS, L., Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères, in: Ann. Sc. nat. (8.), Zool., 1900.
5. DEWITZ, H., Beitrag zur postembryonalen Gliedmaßenentwicklung bei den Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., 1878.
6. ESCHERICH, K., Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. (Ein Beitrag zur Bastardfrage.), in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 42, 1892.
7. —, Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Lucaniden und Scarabaeiden, in: Wien. entomol. Ztg., Vol. 12, 1893.
8. —, Zur Kenntnis der Coleopterengattung Trichodes, *ibid.*, 1893.
9. —, Beiträge zur Naturgeschichte der Meloidengattung Lytta FAB., *ibid.*, Vol. 44, 1894.
10. —, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 57, 1894.
11. —, Bemerkungen über VERHOEFFS „primäre und secundäre Sexualcharaktere“ der Insekten, in: Entomol. Nachr. (KARSCH), Jg. 20.
12. —, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Coleopter.-Fam. der Rhysodiden, in: Wien. entomol. Ztg., Jg. 17, 1898.
13. GANIN, M., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 19, 1869.

14. GRABER, V., Über die embryonalen Hinterleibsanhänge der Insekten und ihre Bedeutung für die Erkenntnis der Vorfahren dieser Tiere, in: *Natur*, Halle 1889, No. 42.
15. —, Über den Bau und die phylogenetische Bedeutung der embryonalen Bauchanhänge der Insekten, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 9, 1889.
16. —, Über die morphologische Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insektenembryonen, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 17, 1891.
17. HAASE, E., Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden, *ibid.*, Vol. 15, 1889.
18. —, Abdominalanhänge bei Hexapoden, in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, 1889.
19. HEIDER, K., Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L., Jena 1886.
20. HENNEGUY, L. F., *Les insectes*, Paris 1904.
21. HEYMONS, R., Die Segmentierung des Insektenkörpers, in: *Abh. Akad. Wiss. Berlin, phys. Abh.*, 1895.
22. —, Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 24, 1896.
23. —, Über die abdominalen Körperanhänge der Insekten, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 16, 1896.
24. —, Der morphologische Bau des Insektenabdomens, in: *Zool. Ctrbl.*, Vol. 4, 1899.
25. —, Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender, in: *Biblioth. zool.*, Vol. 13, 1901—1902.
26. HILGER, C., Zur Morphologie des Käferabdomens, in: *Zool. Ctrbl.*, Jg. 1, 1894.
27. KLAPALEK, FR., Über Gonopoden der Insekten und die Bedeutung derselben für die Systematik, in: *Zool. Anz.*, Vol. 27, 1904.
28. KOLBE, H. J., *Einführung in die Kenntnis der Insekten*, Berlin 1893.
29. KORSCHULT und HEIDER, *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere*, 1893.
30. KOWALEWSKY, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Würmer und Arthropoden, 1871, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg* (7), Vol. 16.
31. KRAATZ, G., Über das männliche Begattungsglied der europäischen Cetoniden, in: *Deutsch. entomol. Ztschr.*, 1881.
32. —, Über die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für Systematik und Artunterscheidung, *ibid.*, 1881.
33. LINDEMANN, C., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer, in: *Bull. Soc. Natural. Moscou*, 1875.

34. MICHAELIS, G., Bau und Entwicklung des männlichen Begattungsapparates der Honigbiene, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, 1900.
35. NUSBAUM, J., Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten, in: Zool. Anz., Jg. 5, 1882.
36. ORMANCEY, Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères, in: Ann. nat. (3), Zool., Vol. 12, 1849.
37. PALMÉN, J. A., Zur vergl. Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 9, 1884.
38. —, Über paarige Ausführungsgänge bei Insekten, Leipzig 1884.
39. PEYTOUREAU, S. A., Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des Insectes, Paris 1895.
40. REEKER, H., Abdominalsegmente und Copulationsorgane der Käfer, in: 22. Jahresber. Westf. Prov.-Ver., 1894.
41. ROUSSEL, Recherches sur les organes génitaux des Insectes Coléoptères de la famille des Scarabéides, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 100, 1860.
42. SALING, TH., Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor* L., in: Z. wiss. Zool., Vol. 86, 1907.
43. SCHNEIDER, A., Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten, in: Zool. Beiträge, Vol. 1, 1883.
44. SCHRÖDER, L., Entwicklungsgeschichtliche und anatomische Studien über das männliche Genitalorgan einiger Scolytiden, in: Zool. Anz., Vol. 24, 1901.
45. —, —, in: Arch. Naturg., Jg. 68, Bd. 1, 1902.
46. SCHWARZ, O. und J. WEISE, Bemerkungen zu Herrn C. VERHOEFFS Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, in: Deutsch. entomol. Ztschr., 1894.
47. VERHOEFF, C., Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, *ibid.*, 1893.
48. —, Finden sich für die Laminae basales der männlichen Coleoptera Homologa bei Hymenopteren, in: Zool. Anz., 1893.
49. —, Vergleichende Morphologie des Abdomens der männlichen und weibl. Lampyriden, Canthariden und Malachiden untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Borsaldrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Coleopteren, in: Arch. Naturg., Jg. 60, Bd. 1, 1894.
50. —, Beitrag zur Kenntnis d. Abdomens der männlichen Clateriden, in: Zool. Anz., Jg. 17, 1894.
51. —, Über die Copulationsorgane männlicher Coleopteren: eine Antwort an die Herren SCHWARZ und WEISE, in: Deutsch. entomol. Ztschr., 1895.
52. —, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccineliden, in: Arch. Naturg., Jg. 61, Bd. 1, 1895.

53. VERHOEFF, C., Vergleichend morphologische Untersuchungen über das Abdomen der Emdomychiden, Erotyliden und Languiriden (im alten Sinne) und über Muskulatur des Copulationsapparates von *Triplax*, *ibid.*, Jg. 61, Bd. 1, 1895.
  54. —, Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insekten und Myriapoden, in: *Zool. Anz.*, Vol. 19, 1896.
  55. —, Über das Abdomen der Scolytiden, ein Beitrag zur vergl. Morphologie des Hinterleibes der Coleopteren, in: *Arch. Naturg.*, Jg. 62, Bd. 1, 1896.
  56. —, Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden, in: *Zool. Anz.*, Vol. 2, 1898.
  57. VERNON, E., Zur Entwicklungsgeschichte der männlichen Geschlechtsanhänge bei Insekten, *ibid.*, Vol. 27, 1904.
  58. WEISE, J., Abbildungen der Forcipes verschiedener Chrysomeliden, in: *Deutsch. entomol. Ztschr.*, 1890.
  59. ZANDER, E., Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 67, 1900.
  60. —, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren, *ibid.*, Vol. 70, 1901.
  61. —, Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren, *ibid.*, Vol. 74, 1903.
  62. —, Der Stilplan des männlichen Genitalapparates der Hexapoden (Habilitationsschrift, Erlangen), 1903.
-

## Erklärung der Abbildungen.

<i>IV—XIII</i> 4.—13. Segment	<i>f</i> Firste der Cuticula an der Ver-
<i>IVd—XIII d</i> 4.—13. Tergit	wachungsnaht der Valven
<i>IVv—XIII v</i> 4.—13. Sternit	<i>go</i> Gonapophysen
<i>IVdl—XIII dl</i> 4.—13. Tergit der Larve	<i>gt</i> Genitaltasche
<i>IVvl—XIII vl</i> 4.—13. Sternit der Larve	<i>glö</i> Genitaltaschenöffnung
	<i>h</i> Hoden
<i>IVdp—XIII dp</i> 4.—13. Tergit der Puppe	<i>ism</i> Intersegmentalmembran
<i>Vvp—XIII vp</i> 5.—13. Sternit der Puppe	<i>kea</i> kürzeres Cardostück
<i>IVdi—XIII di</i> 4.—13. Tergit der Imago	<i>l</i> löffelförmiger, distaler Teil der Valven
<i>Vvi—XIII vi</i> 6.—12. Sternit der Imago	<i>lea</i> längeres Cardostück
<i>adr</i> Anhangsdrüsen	<i>leu'</i> abgehobene Larvencuticula
<i>an</i> Anus	<i>m</i> mittleres Gewebe der Primitiv-
<i>c</i> Corniculi	zapfen
<i>ca</i> Cardo	<i>Mt</i> Metathorax
<i>cox</i> Coxa	<i>mu<sub>1</sub>—mu<sub>9</sub></i> Muskel
<i>cp</i> Copulationsapparat	<i>na</i> Nachschieber am 13. Sternit der Larve
<i>cu</i> Cuticula	<i>p</i> Penis
<i>cu'</i> abgehobene Cuticula	<i>p. cu</i> Cuticula der Puppe
<i>cu', de</i> abgehobene Cuticula des Ductus ejaculatorius	<i>prz</i> Primitivzapfen
<i>cu, gt</i> Cuticula der Genitaltasche	<i>pt</i> Penistasche
<i>d</i> Darm	<i>pt, ep</i> Penistaschenepithel
<i>de</i> Ductus ejaculatorius	<i>pz</i> Peniszapfen
<i>di</i> Divertikel der Anhangsdrüsen	<i>rgt</i> Rand der Genitaltasche
<i>ep</i> Epithel	<i>rm</i> Ringmuskulatur des Ductus ejaculatorius
<i>ep, gt</i> Epithel der Genitaltasche	<i>sp</i> Spitzen des kürzeren Cardostückes
	<i>st</i> Stigma
	<i>st<sub>4</sub></i> Stigma des 4. Segments

<i>tr</i> Tracheenast	<i>v. Dr. v</i> vor der Drehung ventrale
<i>va</i> Valven	Seite des Copulationsapparats
<i>va. ep</i> äußeres Valvenepithel	<i>vgt</i> ventraler Blindsack der Genital-
<i>va. ep</i> <sup>1</sup> inneres Valvenepithel = Epi-	tasche
thel der Penistasche	<i>x</i> Verschmelzungsstelle des Chitins
<i>vd</i> Vas deferens	der Genitaltasche mit dem des
<i>v. Dr. d</i> vor der Drehung dorsale	Cardo
Seite des Copulationsapparats	<i>Z</i> Zinken am 12. Tergit der Puppe

(Die Untersuchungen wurden mit einem REICHERT-Mikroskop vorgenommen.)

### Tafel 29.

Fig. 1. Querschnitt durch die Genitaltasche und die Anhangsdrüsen einer eben aus dem Ei geschlüpften Larve (3,5 mm lang). Von der Genitaltasche ist nur das durchschnittenen Epithel am proximalen Blindende zu sehen (*ep. gt*). Obj. 8, Ok. 2. Gezeichnet in der Höhe des Objekttisches. 321:1.

Fig. 2 u. 3. Querschnitte durch die Anlage des Copulationsapparats bei einer 20 mm langen Larve. Obj. 4, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 142:1.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch die Anlage des Copulationsapparats bei einer 20 mm langen Larve. Obj. 4, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 142:1. (2 Schnitte kombiniert.)

Fig. 5—8. Querschnitte durch die Anlage des Copulationsapparats bei einer ausgewachsenen Larve (28 mm lang) im 2. Entwicklungsstadium. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83:1.

Fig. 9. Querschnitt durch den linken Primitivzapfen einer Larve am Beginn des 2. Entwicklungsstadiums. Obj. 8, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 321:1.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Anlage des Copulationsapparats zur Zeit der Umstülpung bei einer Larve am Beginn des 3. Entwicklungsstadiums. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83:1. (Zwei aufeinanderfolgende Schnitte wegen der abgehobenen Cuticula (*cu'*) kombiniert.)

Fig. 11—12. Querschnitte durch die Anlage des Copulationsapparats einer Larve im 3. Entwicklungsstadium. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83:1.

### Tafel 30.

Fig. 13—15 (s. Fig. 11—12).

Fig. 16—19. Querschnitte durch die Anlage des Copulationsapparats einer Puppe im 4. Entwicklungsstadium des Tieres. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83:1.

Fig. 20—23. Querschnitte durch den fast vollständig entwickelten Copulationsapparat im 5. Entwicklungsstadium. Unter der Puppencuti-

cula (*cu*) bildet sich das Imagoabdomen. Außer Fig. 23 und 27 zeigen die Bilder dieses Stadiums auch Teile von Segmenten. Obj. 4, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 83:1. (S. auch Fig. 28 auf Taf. 31.)

Tafel 31.

Fig. 24—27 (s. Fig. 20—23).

Fig. 28. Distaler Querschnitt desselben Individuums wie in Fig. 20 bis 27. 83:1.

Fig. 29. Querschnitt durch den ventralen Teil der Valven und den Penis in der 5. Entwicklungsperiode des Tieres. Gleiches Objekt wie das in den Fig. 20—28. Obj. 8, Ok. 2. G. i. d. H. d. O. 321:1.

Tafel 32.

Fig. 30 A und B. Chitin des Copulationsapparats durch Kochen mit Kalilauge isoliert. A Lage vor der Drehung und B Situation nach dieser. Obj. 1a, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 36:1.

Fig. 31. Chitin eines Copulationsapparats mit ausgestülptem Penis und ebensolcher Penistasche weiters Genital- und Analsegment. Nach einem Kalilaugenpräparat wie Fig. 30. Obj. 1a, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 36:1.

Fig. 32. Querschnitt durch den Copulationsapparat eines vollständig entwickelten Käfers ungefähr in der Mitte der Valven. Die Drehung beträgt nicht ganz 180°. Obj. 4, Ok. 4. G. i. d. H. d. O. 142:1.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Studien am Integument der Reptilien.

### IV. *Uroplatus fimbriatus* (SCHNEID.) und die Geckoniden.

Von

Dr. W. J. Schmidt,

Privatdozent in Bonn (Zool. Institut).

Mit Tafel 33–36 und 25 Abbildungen im Text.

---

#### Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	378
1. Hautrelief . . . . .	379
2. Farbenkleid . . . . .	383
Allgemeines . . . . .	383
Melanophoren . . . . .	385
Phaeophoren . . . . .	388
Guanophoren . . . . .	392
3. Epidermis . . . . .	394
Allgemeines . . . . .	394
Epidermis der Haftlappen . . . . .	399
Sinnesorgane . . . . .	417
4. Bindegewebiger Teil der Haut . . . . .	425
Schichtenfolge . . . . .	425
Elastische Elemente . . . . .	428
Einlagerungen . . . . .	429
5. Entwicklungsgeschichtliches . . . . .	432
Haftlappen von <i>Geckolepis</i> . . . . .	432
Sinnesorgane von <i>Geckolepis</i> . . . . .	440
Krallen von <i>Geckolepis</i> (und <i>Uroplatus</i> ) . . . . .	441

---

### Einleitung.

Die Uroplatiden stehen durch ihren Habitus und manche anatomische Verhältnisse (amphicöle Wirbel) den Geckoniden sehr nahe; sie unterscheiden sich von ihnen durch die sehr kleine Interclavicula, die proximal nicht erweiterte Clavicula und die Verschmelzung der Nasenbeine. Die Familie ist in ihrem Vorkommen auf Madagaskar beschränkt und umfaßt nur 5 Arten. Es sind baumbewohnende, an den Stämmen lebende, nächtliche Eidechsen (BOULENGER, 1885, GADOW, 1909, WERNER, 1912).

Meine Untersuchungen erstrecken sich zunächst auf *Uroplatus fimbriatus* (SCHNEID.). Erst in letzter Zeit ist diese Art lebend nach Europa gekommen. Herr Geheimrat Prof. Dr. BRAUN in Königsberg i. Pr., der ein männliches Exemplar längere Zeit pflegte, hatte die große Liebenswürdigkeit, mir das Integument dieses Tieres zur Untersuchung zu überlassen, und unterzog sich der Mühe, es nach meinen Angaben, vom Körper gelöst und ausgespannt, zur Hälfte in Alkohol-Sublimat (1 Teil Alc. abs. + 1 Teil konz. wäss. Sublimatlösung), zur anderen Hälfte in Eisessig-Sublimat (20 Teile Eisessig + 80 Teile konz. wäss. Sublimatlösung) zu fixieren. Auch hier sage ich Herrn Geheimrat BRAUN herzlichen Dank für die Überlassung des Materials und seine Mühewaltung. Ferner stand mir ein weibliches Tier zur Verfügung, das in Alkohol konserviert war; ich verdanke es Herrn Prof. Dr. VOELTZKOW in Berlin. Da ich vielfach genötigt war, zum Vergleich auf die Geckoniden zurückzugreifen, so habe ich die Gelegenheit wahrgenommen, auch noch einiges Geckonidenmaterial, das im I. Teil der Studien (W. J. SCHMIDT, 1912) unberücksichtigt geblieben war, auszuwerten; es handelt sich um eine — zum Teil nur illustrative — Ergänzung meiner Beobachtungen an *Geckolepis polylepis* BTTR. (Oberhäutchen, Sinnesorgane, Entwicklung der Haftlappen und Krallen) und *Phelsuma* (Oberhäutchen und Verteilung der Sinnesorgane). Dieses Material ebenfalls hat Herr Prof. VOELTZKOW mir gütigst überwiesen, und auch hier sei ihm vielmals gedankt. Schließlich machte mir das Senckenbergische Museum zu Frankfurt a. M. mit gewohnter Liberalität ein Stück von *Teratoscincus scincus* (SCHLG.) zur Untersuchung des Integuments zugänglich. Es ist ein Gecko, der ähnlich wie *Geckolepis* und noch einige andere aberrante Formen dieser Familie eine ausgesprochene Schindelbeschuppung besitzt. Da ich bei *Geckolepis* (W. J. SCHMIDT, 1911) höchst eigentümliche Verknöcherungen nachgewiesen hatte,

reizte es mich, auch die Haut dieser Form nach jener Richtung vorzunehmen. Das Integument von *Teratoscincus* ist aber vollkommen unverknöchert, so weitgehend die Übereinstimmung des Hautreliefs mit *Geckolepis* auch ist. Unter diesen Umständen ist es schwer verständlich, wie das Tierchen durch gegenseitiges Reiben der Schwanzschuppen ein zirpendes Geräusch hervorbringen soll (BÖTTGER, 1888). Indessen machte ich bei *Teratoscincus* einige andere Beobachtungen über Melanophoren und Guanophoren, die im Laufe der Arbeit mitgeteilt werden sollen. Auch dem Senckenbergianum danke ich verbindlichst für sein bereitwilliges Entgegenkommen.

Bei der Untersuchung habe ich den früher erprobten Weg eingeschlagen, Total- und Schnittpräparate zu vergleichen. Wie man die Totalpräparate durch Zerstörung der Guanophoren zur Untersuchung der übrigen am Farbenkleid beteiligten Elemente brauchbarer macht, habe ich früher (W. J. SCHMIDT, 1912) auseinandergesetzt. Schnittpräparate von *Uroplatus* (Überführung aus Alkohol mittels Cedernholzöl in Paraffin zunächst von 45° C, dann 58° C Schmelzpunkt) wurden fast ausschließlich vom Alkohol-Sublimat-Material, selten vom Eisessig-Sublimat-Material, nur einige von dem in Alkohol konservierten Tier angefertigt. Zur Färbung dienten Eisenhämatoxylin oder DELAFIELD'sches Hämatoxylin meist im Verein mit Eosin oder Pikrinsäure-Säurefuchsin nach VAN GIESON, ferner zur Darstellung der elastischen Elemente WEIGERT's Resorcinfuchsin. Auch Totalpräparate der Haut wurden gefärbt, nachdem die Guanophoren entfernt und die Melanophoren durch Chlorbehandlung nach P. MAYER gebleicht waren. Die Strukturen des Oberhäutchens studierte ich an der lufttrockenen, abgeworfenen Epidermis, ein Verfahren, das sich wie früher auch jetzt bewährte (W. J. SCHMIDT, 1912 b).

### 1. Hautrelief.

Folgen wir bei der Betrachtung des Hautreliefs von *Uroplatus* DUM. (= *Uroplates* GRAY) WERNER's (1912, p. 11—13) jüngst erschienener zusammenfassender Darstellung.

Schon die allgemeine Charakteristik der Haut, „granuliert“, ergibt Übereinstimmung mit dem Geckonidenintegument in einem wesentlichen Punkte. Die kleinen dorsalen Körnerschuppen sind für die Mehrzahl der Geckoniden charakteristisch und dürfen wohl als ein primitiver Zustand hier wie dort angesehen werden.

„Oberseite mit kleinen, unregelmässigen, flachen, nicht ge-

schindelten Schuppen, die mit wenig grössern, ähnlichen Schuppen untermischt sind.“ Diese größeren Schuppen sind (wie die kleineren) von rundlich-polygonalem Umriss, häufen sich auf der Oberseite des Kopfes und erreichen ihre höchste Zahl und größtes Maß auf der gleich zu erwähnenden Hautfalte am Unterkiefer. Auch dieses Verhalten kehrt bei Geckoniden wieder, worauf besonders SOKOLOWSKY (1899) aufmerksam gemacht hat, der annimmt, diese größeren Hautelemente hätten sich vom Kopf ausgehend über den ganzen Körper ausgebreitet. Bei *Uroplatus* sind diese Elemente aber noch zu klein, als daß sie auf dem Rücken eine Beziehung zur Segmentierung des Körpers gewannen, wie es bei gewissen Geckoniden (*Tarentola*, W. J. SCHMIDT, 1912a) der Fall ist. Vielfach ragen diese größeren Hautelemente mit ihrem caudalen Teil gleich flachen Buckeln vor. Unterhalb der Ohröffnung, auf die Hautfalte zu, nehmen sie vereinzelt die Form kleiner Kegel an, wobei die umgebenden kleineren Schüppchen die Basis der größeren kranzartig umwallen, so daß Bildungen zustandekommen, die an die zusammengesetzten Schuppen von *Tarentola* erinnern. Kurz vor und etwas über der Ohröffnung finden sich zwei große Gebilde der eben erwähnten Art, die schon mehr kleinen, dreieckigen Hautläppchen ähneln, deren Spitze auf die Ohröffnung weist, und die mit einer Kegelschuppe abschließen, ähnlich den Randschuppen der Hautfalte (am VOELTZKOW'schen und am BRAUN'schen Exemplar geprüft).

Das Profil der Haut des Rückens weist auf Schnitten (Textfig. A) flache Erhebungen auf, die nur zum Teil cranial langsamer ansteigen und caudal stärker abfallen. Verglichen etwa mit dem Integument von *Phelsuma*, bei dem die Verlagerung des Erhebungszentrums der Schuppen caudalwärts auch nicht sehr ausgeprägt ist, entfernen sich die Elemente des *Uroplatus*-Integuments noch weniger von dem primitiven, radiärsymmetrischen Typus. Stellenweise begegnet man Schuppen, bei denen man, wenn man sie ohne ihre Umgebung betrachtete, caudale und craniale Seite nicht unterscheiden könnte; ja es kommen vereinzelt gar solche vor, bei deren Betrachtung im isolierten Zustand man caudal und cranial verwechseln würde, weil die höchste Erhebung des Elements näher seinem Vorderrand liegt.

„Kehle mit winzigen Körnerschuppen; Bauch mit flachen, etwa sechseckigen, kleinen Schuppen, die etwas grösser als die dorsalen sind und gleichfalls nicht übereinandergreifen.“ Textfig. B gibt das Profil der Bauchhaut wieder; der Hinterrand der deckenden

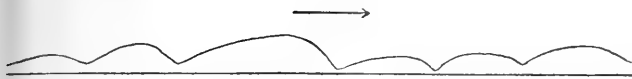


Fig. A.



Fig. B.

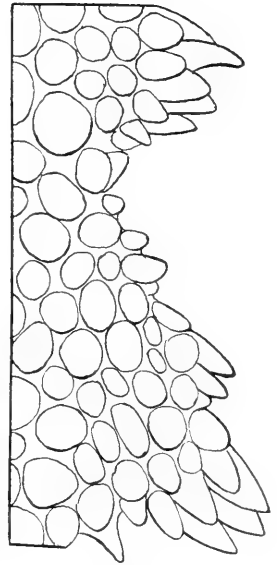


Fig. C.

Fig. A. *Uroplatus fimbriatus*. Profil der Haut vom Rücken. Der Pfeil weist caudalwärts. 35:1.

Fig. B. *Uroplatus fimbriatus*. Profil der Haut vom Bauch. Der Pfeil weist caudalwärts. 35:1.

Fig. C. *Uroplatus fimbriatus*. Stück der Hautfalte vom Rumpf. 24:1.

Fig. D. *Uroplatus fimbriatus*. Querschnitt durch die Hautfalte vom Rumpf. 24:1. *R* Rücken. *B* Bauchseite. *E* Epidermis. *Sep* Subepidermoidale Schicht. *strK* straffes Corium. *Sk* Subcutis. *F* subcutanes Füllgewebe. *A* Fettzellen.

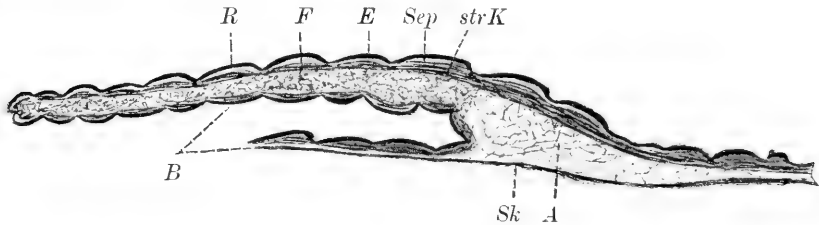


Fig. D.

Schuppen ragt gar nicht oder nur wenig über die Wurzel der gedeckten Schuppe über. Die Bauchschuppen nehmen nach hinten an Größe zu, verkleinern sich aber wieder gegen den After hin. Die größeren Schüppchen stehen annähernd in Querreihen.

„Eine sehr deutliche, gezähnelte Hautfalte zieht vom Kinn über den Unterkieferrand gegen die Basis des Vorderbeines, über den Vorder- und Hinterrand des Vorderbeines, die Seite des Rumpfes und ebenso den Vorder- und Hinterrand des Hinterbeines, auf letzterem gegen die Afterspalte hin allmählich schwächer und niedriger werdend. Auch der Augenlidrand ist gezähnelte.“ In Textfig. C ist ein Teil der Hautfalte des Rumpfes von oben gesehen wiedergegeben; der Rand der Falte gliedert sich in kleine, etwas nach hinten ge-

richtete Läppchen, die mit kegelförmigen Schuppen endigen. Diese Falte ist gewöhnlich ventral umgeschlagen und liegt der Bauchhaut dicht an. Die Elemente der dorsalen Seite der Falte entsprechen denen des Rückens, sind aber größer, die der ventralen Seite denen des Bauches. Einen Querschnitt durch die Hautfalte gibt Textfig. D wieder. Wir werden später noch auf ihn zurückgreifen (s. S. 426).

„Rostralschild klein . . ., Oberlippenschilder klein, etwa 34—50; Unterlippenschilder 34—43, Nasenloch von zahlreichen Schuppen umgeben und durch 3—5 Schuppenreihen vom Rostralschild getrennt. Mentalschild sehr klein, Kinnschilder fehlen.“ Die größeren Schuppen auf dem Kopf ordnen sich zwischen den Augen zu undeutlichen Linien, was bei anderen Arten (*U. ebenaui*) deutlicher hervortritt.

„Schwanz kurz, wenn unverletzt mit einigen gezähnelten Hautläppchen jederseits an der Basis, von da ab von einer breiten, hinten abgerundeten, gezähnelten Hautduplikatur umgeben, daher von etwa blattförmiger Gestalt; der regenerierte Schwanz ohne Seitenläppchen an der Basis, ohne Zähnelung und ohne die sonst auf der ganzen Oberseite verstreuten, schwach vergrößerten Körnerschuppen.“ Das VOELTZKOW'sche Exemplar besaß primären, das BRAUN'sche regenerierten Schwanz. Der Bruch des Schwanzes erfolgt anscheinend nur an 2 Stellen, an denen Hautsegmente wie bei den Geckoniden ausgebildet sind. Das hintere Segment hört dort auf, wo die geschlossene Hautfalte des Schwanzes beginnt, das vordere trägt das erste nach vorn folgende Paar der isolierten Hautläppchen.<sup>1)</sup> Nur hier sind scharfe, leicht trennbare, präformierte Bruchstellen vorhanden. Der Rest des Schwanzes läßt sich selbst bei Anwendung großer Gewalt nicht auseinanderreißen; es fehlt ihm auch die (im vorderen Teil vorhandene) eigenartige Anordnung der Muskulatur die den Bruch ermöglicht.

„♂ mit einem grösseren, ♀ mit einem kleineren beschuppten Tuberkel jederseits an der angeschwollenen Basis des Schwanzes.“ Es handelt sich um die gleiche Bildung, die bei manchen Geckoniden (*Phelsuma*, *Tarentola*) nur im männlichen Geschlecht ausgebildet ist.

„Praeanal- oder Femoralporen fehlen.“ Der Cloakensäckchen, die beim ♀ (beim ♂ konnte ich sie nicht untersuchen) gut entwickelt

---

1) Diese läppchenträgenden Hautsegmente erinnern an *Ptychozoon homalocephalum*, wo am primären Schwanz jedes Segment ein Läppchenpaar trägt; am regenerierten Schwanz schwindet die äußere Segmentierung (WERNER, 1896), ähnlich wie hier die Zähnelung ausbleibt.

als zwei längliche, querverlaufende Spalte hinter der Afterspalte sichtbar sind, tut weder WERNER (1912) noch BOULENGER (1885) Erwähnung.

Die Extremitäten sind dorsal wie der Rücken, ventral wie der Bauch beschuppt. „Finger und Zehen plattgedrückt, mit Krallen, am Grunde durch eine Spannhaut verbunden, unterseits mit sehr kleinen, gleich grossen Schuppen bedeckt, an der Spitze stark erweitert mit zwei divergierenden Reihen von Lamellen auf der Unterseite. Krallen in einen Ausschnitt der distalen Haftscheibe zurückziehbar.“

„Achselhöhle wie bei gewissen madagassischen Chamaeleontidae mit seichter, taschenartiger Vertiefung (Achseltasche).“

Überschauen wir nochmals das Hautrelief von *Uroplatus* im Vergleich zu dem der Geckoniden, so ergeben sich Übereinstimmungen in der Körnerbeschuppung des Rückens, in der geringen Deckung der Bauchsuppen, in der Neigung, kompliziertere Hautelemente zu entwickeln (die bei anderen *Uroplatus*-Arten stärker noch als bei *U. fimbriatus* ausgeprägt ist), in dem Vorhandensein äußerlich sichtbarer, präformierter Bruchstellen im Schwanz, ferner der Haftlappen an den Zehen, der Schwanztuberkel und der Cloakensäckchen. Die Ausbildung der Hautelemente von *Uroplatus* steht auf einer sehr niedrigen Stufe, indem ein Erhebungszentrum der Schuppen, wenn überhaupt ausgeprägt, nur in geringem Maße caudalwärts verlagert ist.

## 2. Farbenkleid.

### Allgemeines.

WERNER (1912) erwähnt bei der Charakteristik der Familie der Uroplatidae, daß die Tiere Farbwechselvermögen besitzen, und schildert das Farbenkleid von *Uroplatus fimbriatus* folgendermaßen: Färbung düster rot- oder graubraun, seltner gelbbraun, dunkler marmoriert oder mit zahlreichen schmalen, unregelmäßigen, dunklen Querbinden oder mit dichter Schnörkelzeichnung oder endlich mit drei unbestimmten, schwärzlichen, vom Hinterkopf ausgehenden Längsbändern; Unterseite einförmig schmutzig weiß oder spärlich grau gefleckt.

Herr Geheimrat BRAUN teilte mir auf eine Anfrage freundlichst mit, daß sein *Uroplatus*-Exemplar einen lebhaften, der Umgebung sich anpassenden Farbenwechsel zeigte und schokoladenbraun bis hell sand-

gelb aussehen konnte und zwar entweder mehr einfarbig oder gefleckt.

Die mir vorliegende Haut dieses Exemplars ist dorsal ausgezeichnet durch einen bald rein, bald weniger klar hervortretenden ockergelben bis bräunlichen Ton (Alkohol-Sublimatfixierung), der an dem Eisessig-Sublimatmaterial mehr ins Rötliche übergeht. Auf diesem Grund sind zahlreiche, dunkle, braune oder schwarze Flecken von unregelmäßiger Form, Größe und Anordnung vorhanden; an den mit Eisessig-Sublimat fixierten Stücken tritt diese dunkle Zeichnung viel deutlicher hervor. Die Bauchseite sieht einförmiger, gelblich-weiß aus. Die Grundfarbe des VOELTZKOW'schen Exemplars ist dorsal sandgelb mit dunkler brauner oder schwarzer Zeichnung.

Am Farbenkleid der Eidechsen beteiligen sich in der Mehrzahl der Fälle drei verschiedene Zellformen, die Melanophoren und die ihnen nahestehenden, anders gefärbten Chromatophoren mit dem Melanin verwandten Einschlüssen, ferner die Guanophoren und schließlich die Zellen, welche in Fett gelöste Farbstoffe, Lipochrome, enthalten. Lipochromfarbstoffe sind nur am lebendfrischen Material nachzuweisen; ihre Anwesenheit für *Uroplatus* konnte daher nicht geprüft werden. Sie sind die bei Reptilien am schlechtesten bekannten Komponenten des Farbenkleides, was wohl darauf beruht, daß sie nur am lebenden Material und auch hier nur mühsam untersucht werden können. Bei den grün gefärbten Formen spielen sie eine wesentliche Rolle, indem Strukturblau der Guanophoren und Lipochromgelb zusammen den Eindruck von Grün erzeugen. Bei nicht grün gefärbten Arten treten sie in der Bedeutung fürs Farbenkleid stark zurück, sind auch gewöhnlich (z. B. bei der Blindschleiche) auf bestimmte Körperstellen beschränkt. Vielleicht fehlen sie auch manchen Formen gänzlich.

Die Melanophoren i. e. S. sind wohl bei allen Eidechsen vorhanden, wenn auch manchmal, wie bei der unterirdisch lebenden Anelytropide *Voeltzkowia mira* BTGR., sehr schwach entwickelt. Zellen mit dem Melanin nahestehenden, nicht braunschwarzen, sondern anders gefärbten Pigmentkörnchen, Porphyrophoren (Erythrophoren), sind bis jetzt nur von *Chamaeleo* und *Phelsuma* bekannt geworden (vgl. W. J. SCHMIDT, 1912a). *Uroplatus* liefert zu diesen Zellformen einen neuen, bemerkenswerten Beitrag, die Phaeophoren.

Die Guanophoren, Zellen, die Körnchen von Guaninkalk enthalten, teilen die weite Verbreitung der Melanophoren im engeren Sinne. Vollkommen vermißt habe ich sie bis jetzt nur bei *Voeltzkowia*



*mira*. Auffallend gering entwickelt sind sie auch bei *Teratoscincus scincus* (s. u.).

Diese drei, in allgemeinen Umrissen charakterisierten Komponenten des Farbenkleides treten an einem in Balsam eingeschlossenen Hautstück des Rückens schon bei schwacher Vergrößerung hervor (Fig. 10, Taf. 34). Da das Hautstück auf schwarzem Grunde, also bei rein auffallendem Licht untersucht und wiedergegeben wurde, sind die Verhältnisse für das Zustandekommen der Farben die gleichen wie bei der Betrachtung des ganzen Tieres mit bloßem Auge, nur das infolge der erhöhten Durchsichtigkeit der Haut die Farben der in der Tiefe gelegenen Elemente lebhafter und bestimmter zur Wirkung kommen. Höchstens die Guanophorenfarben erfahren eine Änderung durch das Medium vom höheren Brechungsindex, in dem sie sich nunmehr befinden. Man sieht die Melanophoren je nach dem Zustand der Pigmentverteilung (s. u.) als braunschwarze Bestäubung, verästelte sonnenartige Zellen oder größere Komplexe, an denen keine Formverhältnisse erkennbar sind, die Phaeophoren als orangerote, rundliche Pünktchen, die vornehmlich den hinteren Teil der Hautelemente einnehmen, und schließlich die Guanophoren, die in den Höckern als ein gelblich-weißer Grund erscheinen, zwischen den Höckern sich wie eine dünne kreibige Schicht ausnehmen, die vielfach durchlöchert ist. Ursache der Durchlöcherung sind in die Guanophorenmasse eingebettete Phaeophoren, deren Farbe auf dem durchscheinenden schwarzen Grund nicht zur Geltung kommt.

### Melanophoren.

Die Melanophoren von *Uroplatus* liegen in der subepidermoidalen Schicht und entsprechen somit den oberen Melanophoren von *Phelsuma madagascariense* (W. J. SCHMIDT, 1912a); den unteren Melanophoren bei *Phelsuma* zu vergleichende fehlen bei *Uroplatus*. Epidermoidale Melanophoren kommen bei *Uroplatus* nicht vor, doch dringt von den subepidermoidalen Melanophoren Pigment in die Epidermis ein und findet sich demnach auch in der abgeworfenen Hornschicht.

Zum Studium der Melanophoren an Totalpräparaten eignen sich nur Hautstücke, in denen die Guanophoren zerstört sind. Die Melanophoren finden sich in der Haut des ganzen Körpers, bevorzugen aber die Rückenseite und erreichen hier die größte Mächtigkeit an der Basis der Hinterschenkel. Sie sind überwiegend auf die Tuberkel und Schuppen selbst beschränkt und finden sich nur

vereinzelt in den Furchen zwischen jenen; doch kann eine dunkle, den Furchen entsprechende Zeichnung zustandekommen, indem die peripheren Melanophoren eines Hautelements ihre pigmenterfüllten Ausläufer in die intertuberculären Räume hinein entsenden, während die mittleren im Stadium der Pigmentballung verbleiben.

Die Zahl der auf ein Hautelement entfallenden Melanophoren beträgt auf der Bauchseite selten mehr als ein Dutzend, sinkt aber in einzelnen Schuppen bis auf 1. Dorsal finden sich auch in der Hautfalte am Rumpf vereinzelt melanophorenarme (Fig. 11, Taf. 34) oder gar -freie Schuppen.

Man begegnet allen möglichen Verteilungszuständen der Pigmentkörnchen innerhalb des (immer verästelt bleibenden) Zellkörpers. Bei zentraler Pigmentansammlung scheint die Zelle kuglig zu sein (Fig. 11, Taf. 34), ihre Farbe ist tiefschwarz. In dem Maße, wie das Pigment die Ausläufer (ich übernehme hierfür die auf die Krusterchromatophoren angewandte Bezeichnung Chromorhizen) erfüllt, wird der zentrale Teil der Zelle pigmentärmer und damit heller. Die Figg. 17—19, Taf. 34 zeigen verschiedene Stufen dieses Vorganges. Die in beginnender Expansion befindlichen Chromatophoren zeigen einen zackigen, zentralen, schwarzen Teil, von dem kurze, wenig verästelte, schwarze oder hellbräunliche Chromorhizen ausgehen (Fig. 17). Mit der zunehmenden Ansammlung der Pigmentkörnchen in der Peripherie der Zelle werden die Ausläufer hellbräunlich und in reicher Verzweigung sichtbar; die gleiche Farbe hat der mittlere Teil der Zelle angenommen, in dem schon in einigen Melanophoren eine besonders lichte Stelle kenntlich ist (Fig. 18). Bei maximaler Expansion werden die Zellkörper bei diesen Präparaten und der angewandten Vergrößerung ganz unsichtbar; auch die Verzweigung der Chromorhizen ist größtenteils verschwunden, indem die Pigmentgranula sich in den äußersten Enden der Ausläufer angesammelt haben (Fig. 19), die nun wie isolierte Pünktchen erscheinen. Eine Abgrenzung einzelner Melanophoren ist auf diesem Zustand der Pigmentverteilung nicht mehr möglich; das Hautelement erscheint wie mit kleinen, bräunlichen Fleckchen überspritzt. Ich habe auf diese Entleerung des zentralen Teiles der Zelle schon früher (W. J. SCHMIDT, 1912a) hingewiesen bei den Porphyrophoren von *Phelsuma*. Damals gelang es mir aber nicht, so überzeugende Bilder für diesen Vorgang am Totalpräparat aufzufinden.

Da die Ausläufer der Melanophoren von dem in der sub-

epidermoidalen Schicht eingebetteten Zellkörper aufwärts gegen die Epidermis ziehen, an der kollagenen Grenzlamelle endigen oder nur spärliche Fortsätze zwischen die basalen Epidermiszellen noch weiter schicken, so vollzieht sich die geschilderte Pigmentbewegung natürlich nicht in einer zur Hautoberfläche parallelen Ebene, sondern zum größten Teil vertikal zur Fläche der Haut. Ich muß nun aber hervorheben, daß die Zellkörper nicht etwa im Zustand maximaler Pigmentexpansion durch die Pigmenterfüllung der über ihnen gelegenen Ausläufer unsichtbar werden: man kann die Präparate umkehren und von der Unterseite untersuchen: die auf mittleren Expansionsstadien von dieser Seite her sehr gut sichtbaren Zellkörper sind nicht mehr aufzufinden. Auch die Schnitte geben gerade wie bei *Phelsuma* den unzweifelhaften Beweis für eine fast vollkommene Entleerung des Zellkörpers von den Granula; ich sah Zellen, in deren mittlerem Teil nicht ein einziges Pigmentkörnchen lag.

In der Art der Verästelung der Melanophoren von Rücken- und Bauchseite besteht ein Unterschied, indem die Chromorhizen dorsal gröber und kürzer sind als ventral. Liegen die Körper mehrerer Melanophoren dicht beisammen, so durchflechten sich ihre Äste nicht regellos, sondern sie verteilen sich nach den verschiedenen Seiten so, als wenn die Ausläufer von einem einzigen Zellkörper ausgingen. Die gleiche Tatsache habe ich auch bei *Teratoscincus scincus* beobachtet.

Bleicht man Hautstücke von *Uroplatus* mit Chlor und färbt sie dann in toto mit verdünntem DELAFIELD'schem Hämatoxylin, so erblickt man in zahlreichen der größeren Melanophoren zwei Kerne (Fig. 20, Taf. 34). Die Kerne sind in der Aufsicht von rundlichem Umriß und mit feinen, spärlichen Chromatinkörnchen erfüllt. Die Vielkernigkeit habe ich schon früher für die Porphyrophoren von *Phelsuma* nachgewiesen (W. J. SCHMIDT, 1911 u. 1912a); sie steht in der Wirbeltierreihe nicht vereinzelt da (vgl. die Literatur a. a. O.).

Weiteren Aufschluß über den Bau der Melanophoren geben Schnitte. An zahlreichen Zellen lassen sich auch hier die vorhin geschilderten Zustände der Pigmentverteilung feststellen. In dem fast leer erscheinenden Zellkörper ist der gewöhnlich im unteren Teil gelegene Kern deutlich sichtbar (Fig 21, Taf. 34), außerdem eine kuglige, zentrale Pigmentansammlung, die nach Analogie früherer Beobachtungen (W. J. SCHMIDT, 1912a) als Sphäre zu deuten ist; ein Centriol in ihr nachzuweisen gelang mir nicht. Von der Sphäre geht eine ziemlich deutliche radiäre Strahlung aus, die auf einer entsprechenden Reihenanordnung der Pigmentkörnchen beruht; in

die Chromorhizen hinein läßt sie sich nicht unmittelbar verfolgen. Dagegen macht sich eine auf Reihenordnung der Körnchen beruhende, parallele Streifung der Ausläufer bemerkbar. Besonders dicht sind die Körnchen in den Enden der Chromorhizen angehäuft. Untersucht man Schnitte vorher gebleichter Hautstücke, so finden sich die gleichen Verhältnisse. Es gelingt schwer die Pigmentgranula ganz zu entfernen. Aber es treten (Fig. 22, Taf. 34) nunmehr doch deutlicher eine die Sphäre darstellende Plasmaansammlung und von ihr ausgehende radiäre Züge auf. Die dargestellte Zelle ist zweikernig. Es ist bemerkenswert, daß die Sphäre nicht rund, sondern länglich ist, so daß die Längsachse der Sphäre mit der größten Dimension des Zelleibes übereinfällt. Ähnliche, von der Kugelform abweichende Sphären stellte ich früher bei *Geckolepis* fest (W. J. SCHMIDT, 1911).

Die Farbe der einzelnen, für gewöhnlich sehr kleinen Pigmentgranula ist hellbräunlich; in je dickerer Schicht sie übereinander liegen, um so dunkler erscheinen sie und erwecken schließlich den Eindruck von Schwarz. Hin und wieder beobachtete ich am Totalpräparat (Fig. 23, Taf. 34) Zellen mit vereinzelt, riesengroßen Pigmentkörnern von einem Durchmesser von 4—5  $\mu$ . Es ist ausgeschlossen, daß es sich um Gebilde handelt, die durch Verklumpung der kleineren zustande gekommen sind. Man kann nämlich alle Übergänge von diesen enormen Körnern bis zu den normalen verfolgen, und immer ist ihr Kontur glatt. Für gewöhnlich erreichen die Pigmentgranula eine bestimmte, ziemlich scharf fixierte Größe; man sieht aber, daß sie in Ausnahmefällen weit über das Durchschnittsmaß hinauswachsen können.

### Phaeophoren.

Die schon mehrfach erwähnten Phaeophoren liegen in der subepidermoidalen Schicht ziemlich nahe unter der Epidermis, umgeben von den Guanophoren (*Ph*, Fig. 29, 30, Taf. 35). Nie erstreckt sich ihr Körper (wie derjenige der Melanophoren gewöhnlich) unter die untere Grenze der Guanophorenzone, und meist ist er auch durch Teile dieser Zellen von der Epidermis getrennt, und nur die spärlichen Ausläufer der Phaeophoren erreichen diese. Oft allerdings auch liegen die in Rede stehenden Zellen in muldenförmigen Höhlungen der Guanophorenschicht, die gegen das Epithel hin offen sind.

Die Phaeophoren kommen fast ausschließlich auf der Rücken-

seite vor einschließlich der Hautfalte und zwar meist im hinteren Teil der Höckerschuppen, aber auch intertuberculär. Nur im regenerierten Schwanz beobachtete ich sie auf der Ventralseite.

Die geeignetste Stelle, um sie am Totalpräparat genauer zu untersuchen, ist die Hautfalte am Rumpf. Hier kommen einzelne Schuppen vor, die nur ganz wenige Melanophoren und Guanophoren, dafür aber sehr zahlreiche Phaeophoren enthalten (Fig. 11, Taf. 34).

Die Zellen, die schon bei schwächeren Vergrößerungen (Fig. 10 u. 11 Taf. 34) sichtbar sind, zeigen in der Aufsicht nur kurze Verästelungen. Ihr Durchmesser beträgt gewöhnlich 15–20  $\mu$ , bleibt also ganz bedeutend hinter dem der Melanophoren zurück, die mit den Ausläufern gemessen 230  $\mu$  und mehr betragen können.

Was die Zellen von allen übrigen bis jetzt beschriebenen Chromatophoren bei Wirbeltieren unterscheidet, ist die riesige Größe der Granula, die schon bei Apochromat 8 mm und Komp.-Okular 4, hinreichende Beleuchtung vorausgesetzt, als gesonderte Pünktchen wahrnehmbar sind; die größten messen etwas mehr als 2  $\mu$ , die kleinsten sinken zur Größe der Granula in den Melanophoren hinab. Die Größe der Granula in derselben Zelle und in den verschiedenen Zellen wechselt sehr. Einmal begegnet man Phaeophoren, die nur Granula annähernd ein und derselben Dimension enthalten (Fig. 13), wobei es sich um größere oder kleinere Körnchen handeln kann. Andere Zellen wieder besitzen Granula aller Dimensionen, von den kleinsten bis zu den größten (Fig. 12, Taf. 34). Während aber bei den Melanophoren eine bestimmte Durchschnittsgröße der Granula besteht, scheint hier davon keine Rede zu sein.

Die größten Granula lassen in ihrem Innern einen dunkleren Kern erkennen (Fig. 14, Taf. 34), Verhältnisse, die wohl unzweifelhaft Wachstumsvorgänge widerspiegeln: das dunklere zentrale Körnchen ist später durch Apposition neuer Substanz vergrößert worden. Hat man sich der Anwesenheit des dunkleren Körnchens einmal vergewissert — am leichtesten bei sehr platten Zellen mit vereinzelt liegenden Granula —, dann kann man es auch in Zellen mit dichter gelagerten, großen Körnern oft feststellen.

Die Farbe der Granula schwankt nicht unbeträchtlich, geht von mattgelb über orangerot bis braunrot und wechselt auch die Intensität. Bei dem Überwiegen der braunrötlichen Töne habe ich den Namen der Zellen nach dieser Farbe gewählt: *ραιός* braun. Die größeren Granula erscheinen gewöhnlich dunkler und stärker gefärbt als die kleineren; ebenso wirken die Körnchen bei dichter

Lagerung in kräftigerer Farbe, als wenn sie vereinzelt zur Beobachtung gelangen, was sich mit den bei den Melanophoren erwähnten Verhältnissen deckt. Aber auch abgesehen von diesen, auf der Masse des gefärbten Materials beruhenden Farbenschwankungen kommen Unterschiede vor, die in dem erwähnten färberisch verschiedenen Verhalten der Granula beruhen. Sehr bemerkenswert ist ein blaßroter Farbton, den ich an einigen Zellen im regenerierten Schwanz beobachtete; er leitet zu Farben über, wie sie in den Porphyrophoren von *Phelsuma* (W. J. SCHMIDT, 1912a) festgestellt wurden. An dem VOELTZKOW'schen Exemplar waren die Farben der Körnchen in den Phaeophoren sehr schwach, mattgelb; ich weiß nicht, ob ich das auf Rechnung der Konservierung setzen oder ein mit der Zeit erfolgendes Abblassen durch Wirkung des Lichtes annehmen soll, oder ob es sich um individuelle Unterschiede oder gar eine sexuelle Differenz handelt (Exemplar von BRAUN: ♂, von VOELTZKOW: ♀).

Die Unlöslichkeit des Farbstoffes der Granula in Alkohol, Äther, Chloroform, Xylol beweist, daß es sich nicht um Lipochrome handelt. Indessen zeigen die Löslichkeitsverhältnisse des Farbstoffes auch Abweichungen gegenüber Melanin. Die Farbe schwindet nämlich beim Behandeln von Hautstücken mit Kalilauge, Ammoniak, Schwefelsäure, Salpetersäure und Salzsäure, welchen Reagentien Melanin lange widersteht. Da ich aber in dem blaßroten Pigment der Porphyrophoren von *Phelsuma* eine Abart des Melaninpigments gefunden habe, glaube ich, daß auch dieses Phaeophorenpigment dem Melanin nahesteht, weil es auch (s. o.) in einer blaßroten Modifikation auftreten kann.

Die Granula der Melanophoren bestehen nicht einzig aus Farbstoff, sondern der Farbstoff ist an ein ungefärbtes Substrat gebunden. Behandelt man nämlich Hautstücke mit verdünnter Salzsäure, so verschwindet die Farbe der Granula, aber ihr Körper bleibt, wenn auch schwieriger sichtbar geworden, zurück. Ferner lassen sich die entpigmentierten Körnchen wieder färben, so mit Resorcinfuchsin, sehr stark mit DELAFIELD's Hämatoxylin, ferner dem VAN GIESON'schen Pikrinsäure-Säurefuchsingemisch, auch mit Eisenhämatoxylin. Es liegen also dieselben Verhältnisse vor, wie sie für die Granula der Melanophoren des parietalen Bauchfelles von *Salamandra* durch REINKE (1894) erbracht wurden.

Die Verteilung der Granula der Phaeophoren läßt, wenn die Körnchen verschieden groß sind, ein immer wiederkehrendes Ver-

halten feststellen: bei tieferer Einstellung am Totalpräparat findet man in den Zellen einen kleinen körnchenfreien (oder wenigstens körnchenarmen) Bezirk; ihm zunächst liegen die kleinsten Granula, während nach außen zu die Größe der Granula ständig wächst. Noch deutlicher tritt das auf Schnitten hervor (*Ph*, Fig. 30, Taf. 35). Es ist mir nicht gelungen, in dem körnchenfreien Raume eine Sphäre nachzuweisen; aber das geschilderte Verhalten der Körnchen und die Lage des körnchenfreien Bezirkes zum Kern machen ihre Gegenwart sehr wahrscheinlich, die bei anderen Chromatophoren (Melanophoren, Porphyrophoren) festgestellt ist. Bei der verschiedenen Größe der Körnchen tritt das gleiche Verhalten hervor, das die Dotterkörnchen in bezug auf die Sphäre der Furchungsspindel im Ei zeigen: die größten Dotterkörnchen sind am meisten von der Sphäre entfernt. Mit gutem Recht schließt man wohl daraus, daß hier wie dort die Kräfte, welche die Stellung der Körnchen hervorrufen, die gleichen sind. Daß in den Phaeophoren Bewegungen der Granula vorkommen, läßt sich mit Gewißheit nur durch Beobachtung am lebenden Tier feststellen, scheint aber durch den Farbenwechsel (s. S. 383) gestützt.

Schon am Totalpräparat kann man die Kerne der Phaeophoren durch Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin nachweisen (Fig. 15, Taf. 34); die Zellen sind immer einkernig. Schnitte ergeben, daß der Kern dem unteren Rande der Zelle genähert liegt, die körnchenarme Stelle dagegen die Mitte des Zelleibes einnimmt.

Neben den Phaeophoren findet sich in dem dorsalen Anteil der Hautfalte in viel spärlicherer Zahl eine weitere Zellart mit feinkörnigem Inhalt von karminroter Farbe. Fig. 16, Taf. 34 gibt eine solche Zelle nach dem ungefärbten Totalpräparat wieder. Sie unterscheidet sich abgesehen von der schon erwähnten anderen Beschaffenheit und Farbe der Granula durch die längeren Chromorhizen. Diese Zellen befinden sich ziemlich nahe unter der Epidermis und sind wie die Phaeophoren der Guanophorenschicht eingelagert. Die Granula dieser Zellen sind immer sehr klein und untereinander von gleichen Dimensionen. Ihre Farbe ist von verschiedener Intensität in den einzelnen Zellen; in den Schuppen, in welchen die Phaeophoren farbenkräftiger sind, erscheinen auch die in Rede stehenden Zellen in leuchtenderem Kolorit. Auch dieses Pigment ist seiner Löslichkeit nach kein Lipochrom; es dürfte sich vielmehr dem Farbstoff der Phaeophoren anschließen. Auf Schnitten habe ich nichts über diese Zellen feststellen können.

Ein Eindringen der Ausläufer der Phaeophoren zwischen die basalen Epidermiszellen habe ich nicht feststellen können. Einige Male gewann ich aber an ungefärbten Schnittpräparaten den Eindruck, als ob die Kerne der basalen Epidermiszellen in einem leichten gelbroten Ton schimmerten, wie wenn sie den Farbstoff der daruntergelegenen Phaeophoren aufgenommen hätten. Ich muß es dahingestellt lassen, ob es sich um eine intravitale oder durch die Präparation bedingte Erscheinung handelt.

### Guanophoren.

Die Guanophoren sind bei *Uroplatus* auf Rücken- und Bauchseite vorhanden; nur vereinzelte Schüppchen im dorsalen Anteil der Hautfalte und sonderbarerweise die ganze Unterseite der Hautfalte sind frei davon. Sie bilden dichte Massen, deren zellige Natur am Totalpräparat meist nicht festzustellen ist. Nur dort, wo sie vereinzelt auftreten (Fig. 11, Taf. 34), lassen sie sich getrennt als reich-verästelte netzige Zellen beobachten. Sie erscheinen auf der Rücken- und Bauchseite bei durchfallendem Licht hellgelblich, bei auffallendem gelblich-weiß, durch die Untermischung mit Phaeophoren mehr rötlich. Die Hauptansammlung der Guanophoren kommt in den Schuppen selbst vor, die Furchen zwischen den Hautelementen sind von spärlicheren strahligen Zügen durchsetzt.

Von den Reaktionen ihres Inhalts ist zu erwähnen, daß die Körnchen bei *Uroplatus* im allgemeinen von Säuren langsamer angegriffen werden als von Alkalien (Kalilauge). Ammoniak löst den Inhalt der Guanophoren allerdings nach 12stündiger Einwirkung nur teilweise, während Schwefel- und Salzsäure, verdünnt angewandt, in der gleichen Zeit die Körnchen vollkommen zerstören. Bei Einwirkung von Schwefelsäure konnte ich das Auftreten von Calciumsulfatkrystallen nicht feststellen; das läßt auf einen geringen Gehalt an Kalk schließen.

Will man den Inhalt der Guanophoren an Schnitten untersuchen, so muß man Eisenhämatoxylin-, ferner Resorcinfuchsin und, es scheint sogar, Eosinfärbung vermeiden; bei Anwendung dieser Färbungen verschwinden nämlich die Körnchen vollkommen. Am geeignetsten erwies sich mir DELAFIELD'S Hämatoxylin verbunden mit Pikrinsäure-Säurefuchsin. An solchen Präparaten (G, Fig. 30, Taf. 35) stellen die Guanophoren große Schollen mit sehr grobkörnigem Inhalt dar, die, dicht gelagert, die ganze subepidermoidale Schicht einnehmen, alle Spalten zwischen den Bindegewebsfasern ausfüllen und nur den



Melanophoren und Phaeophoren Raum lassen. In manchen dieser Schollen, deren jede nur ein Stück einer Zelle darstellt, erblickt man den Kern, dicht umschlossen von dem körnigen Inhalt. Bei auffallendem Licht zeigt der Guanophoreneninhalt in Schnitten rein weiße Farbe.

Immer fand ich die Guanophoren gleichmäßig von den Körnchen erfüllt, was nicht für Bewegungsfähigkeit, sei es der ganzen Zelle oder der Körnchen, spricht. Man pflegt bei Reptilien (vgl. VAN RIJNBEEK, 1906) die Guanophoren als unbeweglich zu betrachten.

Bei Larven von *Bombinator* beobachtete LEYDIG (vgl. W. J. SCHMIDT, 1912a, p. 189), daß auch jene Zellkörper, welche die harnsauren Verbindungen enthalten, die Gestalt verändern, indem sie von der strahligen in die runde Form übergehen können. Auch bei Fröschen scheint es mir so der Fall zu sein, obwohl ich aus der Literatur (vgl. VAN RIJNBEEK, 1906) nicht volle Gewißheit über diesen Punkt erlangen konnte. Mir liegen aber Totalpräparate der Haut von *Rana fusca* vor, in denen sowohl reich verästelte als auch vollkommen kuglige Guanophoren vorkommen; dabei sind im gleichen Präparat entweder die Melanophoren kontrahiert, die Guanophoren expandiert oder umgekehrt.

Es war mir daher nicht ohne Interesse, bei *Teratoscincus scincus* Verhältnisse zu finden, die für eine Beweglichkeit der Guanophoren zu sprechen scheinen. Die Guanophoren sind bei diesem eigenartigen Gecko (vor allem auf der Rückenseite) sehr spärlich entwickelt, reich verästelte Zellen, die durch ihre dünnen, leicht gekrümmten Ausläufer sich von der gewöhnlichen Form der Guanophoren (Zellen mit stark gewundenen, derben, kantig konturierten Fortsätzen) unterscheiden. Bei der Mehrzahl der Zellen sind diese Ausläufer nun nicht kontinuierlich, sondern in eine Reihe tropfenartiger Stücke zerfallen (Textfig. E). Dieser Zustand erinnert an die bei Melanophoren gemachte Beobachtung, daß um den zentralen Teil der Zelle ein Strahlenkranz von Pigment liegt, der nicht unmittelbar bis an den mittleren Teil heranreicht, seiner Lage und Form nach aber nichts



Fig. E.

*Teratoscincus scincus*. Guanophore aus einer Rückenschuppe. 280:1.

anderes darstellt als in den Enden der Ausläufer zurückgebliebene Pigmentmassen (vgl. W. J. SCHMIDT, 1911, p. 344). Sollten die Guanophoren beweglich sein, so bleibt auch hier die Frage zu diskutieren, wie die Bewegung sich vollzieht, als amöbenartige Veränderung der ganzen Zelle oder intracelluläre Körnchenströmung bei Erhaltung der äußeren Form.

Der Inhalt der Guanophoren von *Uroplatus* zeigte nichts von den lebhaften Spektralfarben, die ich bei *Phelsuma* (W. J. SCHMIDT, 1912a) ausführlich beschrieben habe. Es hat sich mir inzwischen Gelegenheit geboten, jene Präparate von *Phelsuma* mit dem Opakilluminator von E. LEITZ zu untersuchen, der die Anwendung stärkerer Vergrößerungen bei auffallendem Licht gestattet, als mir damals möglich war. Die Farbenercheinungen treten alsdann noch prächtiger hervor. Ich kann meine damals geäußerte Meinung nur wiederholen, daß bei ihrem Zustandekommen Interferenzerscheinungen einen wesentlichen Anteil haben. Auch konnte ich durch Drehen des Präparats feststellen, daß die Farbe vom Winkel des auffallenden Lichtes abhängig ist.<sup>1)</sup>

### 3. Epidermis.

#### Allgemeines.

Die oberflächlichste Lage der Epidermis, das Oberhäutchen, trägt bei *Uroplatus* wie bei den Geckoniden einen Besatz feiner haarartiger Fortsätze, die hier wie dort aus der Protoplasmafaserung der Epithelzellen hervorgehen (s. u.). Epithelfaserborsten habe ich diese Härchen genannt (W. J. SCHMIDT, 1912a); früher wurden sie für Cuticularbildungen gehalten.

Die Gegenwart dieser Gebilde macht sich an der abgeworfenen

1) Hier mag eine Beobachtung über die Guanophorenfarben Platz finden, die ich an einem ganz anderen Objekt, dem Herzbeutel von *Rana fusca*, machte. Bei einem zu anderem Zwecke präparierten Exemplar bemerkte ich, daß der Herzbeutel vereinzelte goldig schimmernde Pünktchen aufwies. Unter dem Mikroskop zeigte es sich, daß es sich um Guanophoren handelte. Beim Einbetten des dünnen Häutchens in Balsam verschwand aber die Farbe vollkommen, offenbar deshalb, weil der Unterschied der Brechungsindizes von Körnchen und Balsam so gering ist, daß die Gitterwirkung der Körnchen zerstört wird. Bei den Guanophoren der Reptilien habe ich ein derartiges Verhalten bis jetzt nicht beobachten können; im Gegenteil waren die Farben im Balsampräparat lebhafter als sonst.

Epidermis — dem BRAUN'schen Material war solche beigelegt — schon dem unbewaffneten Auge durch die geringe Durchsichtigkeit und milchige Farbe bemerkbar. Diese weißliche Farbe fehlt der abgeworfenen Hornschicht aller Saurier ohne Epithelfaserborsten; hier stellt die gehäutete Schicht vielmehr ein glasartig durchsichtiges, je nach der Pigmentierung mehr oder minder gefärbtes Häutchen dar. Ein derartiges Aussehen zeigt bei *Uroplatus* nur die Hornlage, welche die Cornea überzog; sie ist vollkommen durchsichtig und pigmentfrei, und ihre mikroskopische Untersuchung ergab das Fehlen der Epithelfaserborsten.

Betrachtet man einen Fetzen der abgeworfenen Hornschicht bei durchfallendem Licht, so sind schon bei diffusum Tageslicht lebhaftere Spektralfarben zu bemerken, unter denen Blau und Grün am meisten auffallen. Bringt man die Hautstücke in den Strahlenkegel einer starken Lichtquelle (Nernstlampe), so wird die Farbenerscheinung viel prächtiger. Zweifellos handelt es sich hier um Interferenzfarben, die durch die kleinen, dichtstehenden Härchen nach Art eines Gitters hervorgebracht werden. Die Farben ändern sich mit dem Einfallswinkel des Lichtes, sind in Wasser und Alkohol nur schwach und verschwinden in Xylol, Balsam, Cedernholzöl. Im letzten Falle wird das Häutchen sofort glasartig durchsichtig und zeigt damit, daß die Farben Strukturfarben sind. Es sei hier an das analoge Verhalten von *Pleurosigma angulatum* erinnert, dem bekannten Testobjekt, welches, in Luft eingeschlossen, bei durchfallendem Licht vermöge seiner Zusammensetzung aus winzigen, regelmäßig geformten Quarzkörnchen prächtige Gitterfarben zeigt, die bei Einbetten in Balsam verschwinden.

Die Farben, die bei Geckoniden (W. J. SCHMIDT, 1912a, p. 180 Anmerkung) und *Uroplatus* durch die Gegenwart der Epithelfaserborsten hervorgerufen werden, spielen im Farbenkleid der Tiere keine Rolle, weil keine durchfallende Beleuchtung zustande kommen kann, solange die Hornschicht auf ihrer Unterlage festhaftet; auch wenn sie sich abhebt, sind die Bedingungen für die nötige Beleuchtung nur unvollkommen erfüllt.

Nicht minder machen sich die durch die Epithelfaserborsten hervorgerufenen Gitterfarben im mikroskopischen Bild bei schwachen und mittleren Vergrößerungen bemerkbar. Bei sehr schräg einfallendem Licht erscheinen die Schuppenerhebungen der abgeworfenen Hornschicht gesättigt himmelblau, die Sinnesorgane als gelblich-braune Pünktchen. Bei weniger exzentrischer Spiegelstellung

tritt ein gelblicher Ton hervor; er nimmt an Stärke zu in dem Maße, wie die schiefe Beleuchtung sich der geraden nähert. Bei gerader Beleuchtung sind die Höcker lebhaft gelb geworden, die Umgebung der Sinnesorgane rot und die Sinnesorgane selbst blau. Ursache dieser abweichenden Färbung ist einmal der wechselnde Winkel, unter dem die verschiedenen Teile der Hautelemente vom Licht getroffen werden, dann aber Unterschiede der Größe und des Abstandes der Epithelfaserborsten, wie sie besonders auf dem Deckel der Sinnesorgane zur Geltung kommen. Diese bei *Uroplatus* festgestellten Verhältnisse konnte ich in ähnlicher Weise bei *Tarentola mauritanica*, *Phelsuma* und weniger gut auch bei *Geckolepis* und *Teratoscincus* beobachten. Bedingung ist die lufttrockene Untersuchung: beim Zusatz von Wasser, Alkohol, Xylol, Balsam werden die Farbenerscheinungen stark beeinträchtigt oder schwinden ganz (s. o.); ferner dürfen die Haare nicht durch vorherige Benetzung miteinander verklebt oder sonstwie zerstört sein.

Sind die Epithelfaserborsten ganz intakt, so bietet die Epidermis von *Uroplatus* bei sehr starken Vergrößerungen, von der Fläche betrachtet, ein außerordentlich regelmäßiges, in der Zeichnung schwer wiederzugebendes Bild (Fig. 6, Taf. 33). Da die Enden der Haare sehr fein sind, erlangt das Bild seine größte Bestimmtheit bei Einstellung auf die dickere Basis der Härchen; alsdann sieht das Oberhäutchen wie dicht mit Perlen besät aus. TODARO (1878) hat diese Verhältnisse von *Ascalabotes* (fig. 6, tab. 7, fig. 12, tab. 8) wiedergegeben; aber diese Abbildungen kommen der Wirklichkeit nicht sehr nahe, weil die Zahl der Borsten im Verhältnis zur Größe der Zelle zu gering, ihre Dimensionen aber zu groß sind. Die Zellgrenzen machen sich dadurch bemerkbar, daß an der Stelle der Zellwände sehr schmale Linien von den Borsten frei bleiben (Fig. 6, Taf. 33).

Eine bestimmte Anordnung der Epithelfaserborsten ist für gewöhnlich nicht vorhanden. Doch sah ich sie bei *Geckolepis* an der Schuppenwurzel in Reihen stehen (Fig. 7, Taf. 33). Bei dieser Form stehen auf der Unterseite der Schuppe außerordentlich große Borsten, aber in beträchtlichen Abständen voneinander (Fig. 8, Taf. 33); wahrscheinlich handelt es sich um Gebilde, die aus der Vereinigung mehrerer Epithelfaserborsten hervorgegangen sind gleich den Haftborsten der Zehen und den langen Borsten der Sinnesorgane.

Daß die oben erwähnten Farben nur durch die Borsten hervorgerufen werden und nicht tiefere Lagen der abgeworfenen Hornschicht daran mitbeteiligt sind, kann man an dem Umstand erkennen,

daß die Farben schwinden und die abgeworfene Epidermis glashell durchsichtig wird, sobald die Härchen entfernt sind. Eine solche Zerstörung der Borsten findet normalerweise auf der Unterseite des Schwanzes wahrscheinlich durch die Reibung bei der Bewegung des Tieres auf der Unterlage statt. Es kommen dadurch sehr sonderbare Bilder zustande, auf die ich schon früher (W. J. SCHMIDT 1912a, p. 207) kurz hingewiesen habe. Fig. 9, Taf. 33 stellt einen Ausschnitt aus einer Schuppe des Schwanzes von *Geckolepis polylepis* dar, welcher, von den Epithelfaserborsten entblößt, rundliche Stellen und linienartige Schrammen zeigt.

Die aus den Epithelfaserborsten durch spezifische Differenzierung hervorgegangenen Haftbüschel der Zehen und die Borsten der Sinnesorgane sollen im Zusammenhang mit diesen Organen besprochen werden (s. S. 399 u. 417).

*Uroplatus fimbriatus* erwies sich als ein sehr günstiges Objekt zum Studium des feinern Baues der Epidermis. Das benutzte (BRAUN'sche) Exemplar stand kurz vor einer Häutung und zeigte damit die reichste Entwicklung der Schichten. Ihre Beschaffenheit stimmt vollkommen mit den bei Geckoniden gefundenen überein, ich verweise zum Vergleich auf eine früher gegebene Abbildung von *Tarentola* (W. J. SCHMIDT, 1912a, Textfig. M, p. 233) und in betreff der Literatur auf meine dort gegebene ausführliche Besprechung.

Das Stratum Malpighii (*Str M*, Fig. 30, Taf. 35) läßt zwei Zellenlagen erkennen; die Grenzen der basalen Zellen sind undeutlich; die oberen Zellen sind schon abgeplattet und durch feine punktierte Linien voneinander abgesetzt. Nach außen folgt nun die Hornschicht (*H*) der in Entwicklung begriffenen Epidermisgeneration, eine einfache bis doppelte Zellenreihe, nach oben und unten gut von ihrer Umgebung geschieden. Ihre Zellen färben sich stark mit Eisenhämatoxylin (Fig. 29, Taf. 35), und so wird diese Zone in der Epidermis schon bei schwachen Vergrößerungen kenntlich. Die in Verhornung begriffenen Zellen sind im Schnitt spindelförmig mit leichter, durch den Kern hervorgerufenen Anschwellung in der Mitte. Ihre Wände sind durch den Verhornungsprozeß, der von außen nach innen an der Zelle fortschreitet, verdickt, färben sich stark und erscheinen quer gestrichelt. Diese Striche setzen sich im Innern der Zelle als feine Fäden fort, die Plasmafasern (Fig. 30, Taf. 35). So werden gleichsam die beiden verhornten Lamellen der Zelle von den sie durchbohrenden Plasmafasern zusammengehalten. Das zwischen

den uhrglasförmigen Hornlamellen gelegene Plasma färbt sich schwach und ist vielfach vom Kern abgehoben, der dadurch in einer Kernhöhle liegt. Den Abschluß der in Entwicklung begriffenen Epidermisgeneration bilden die inneren Häutungszellen (*uHz*), d. i. das spätere Oberhäutchen. Sie sind sehr stark abgeplattete Elemente mit hellem Plasma, deren untere Zellwand schwer von der der angrenzenden Zellen zu trennen ist, während die obere eine scharfe, dicke Linie bildet. Auch die seitlichen Zellwände sind manchmal nicht aufzufinden. Entsprechend der Größe der Zellen, wie wir sie von der Aufsicht aufs Oberhäutchen kennen (Fig. 6, Taf. 33), liegen die Kerne in weitem Abstand voneinander. Die äußeren Häutungszellen (*oHz*, Fig. 30, Taf. 35) sind die Bildner der Epithelfaserborsten, die in dem Oberhäutchen verankert sind. Sie lassen zwei Abschnitte unterscheiden, einen unteren, den die dicht beieinander stehenden Borsten ausfüllen, und einen oberen, in dem die abgeplatteten Kerne liegen. Das Plasma im oberen Abschnitt der Zellen ist hell und durch den Besitz zahlreicher Körnchen ausgezeichnet, die sich mit DELAFIELD'S Hämatoxylin und nicht minder mit HEIDENHAIN'schen stark färben; es handelt sich wohl um Keratohyalinkörnchen. Selten treten solche Körnchen und dann immer sehr spärlich in den inneren Häutungszellen auf. Ihr Vorkommen in den äußeren Häutungszellen dagegen ist ein weit verbreitetes (W. J. SCHMIDT, 1910).

Das Ablösen der alten Hornschicht findet nun innerhalb der Lage der äußeren Häutungszellen derart statt, daß die Borsten auf dem neuen Oberhäutchen (= den inneren Häutungszellen) verbleiben, der obere kernhaltige Teil mitsamt den überliegenden Schichten abgeworfen wird. Die letzteren bestehen aus der lockeren Hornschicht (*lH*) und der kompakten Hornschicht (*kH*), die auf ihren Außenflächen die Epithelfaserborsten (*Eb*) der alten Generation trägt. Zwischen lockerer und kompakter Hornschicht ist hier wie bei vielen anderen Formen eine scharfe Grenze ausgebildet, die Veranlassung zu einem Abheben der Schichten an den Präparaten gibt und bei einem Unkundigen die Vorstellung erwecken könnte, daß die obere Grenze der lockeren Hornschicht die neue Oberfläche der Epidermis darstellt.

Ich habe mich bei der Darstellung der Schichtenfolge kurz gefaßt, weil Modifikationen dieser Verhältnisse bei den Haftbüscheln der Zehen wiederkommen, auch bei den Sinnesorganen uns wiederbegegnen werden. Mir kam es vor allem darauf an, jene Punkte

zu erwähnen, die den Ausgang für das Verständnis der Epidermis an den eben genannten Stellen bieten.

Was die Verbindung von Epidermis und Cutis angeht, so habe ich hier wie anderswo immer eine reinliche Scheidung der epithelialen und mesodermalen Bildungen beobachtet, nie einen Übergang der kollagenen Bildungen in epitheliale (KRAUS, 1906). Entweder ist die Epidermis unten geradlinig begrenzt (Fig. 31, Taf. 35) und durch die kollagene Grenzlamelle (*G*) von der subepidermoidalen Schicht (*Sep*) scharf gesondert, oder die basalen Epithelzellen sind an ihren unteren Enden in Zacken ausgezogen, zwischen welchen Bindegewebsfasern endigen, so daß eine Art Verzahnung zwischen Epidermis und Cutis statthat. Ist dieser letztgeschilderte Zusammenhang unverletzt, so kann sehr leicht der Eindruck hervorgerufen werden, als ob ein allmählicher Übergang zwischen Epidermis und Cutis bestände, als ob die kollagene Färbung den basalen Epithelzellen selbst zukäme (Fig. 32, Taf. 35). Aber dort, wo Epithel und subepidermoidale Schicht sich voneinander abgehoben haben (Fig. 33, Taf. 35), sieht man, daß der verwaschene Übergang der Farben auf der beschriebenen Verzahnung beruht.

Entsprechend der geringen Ausbildung der Hautelemente ist das Verhalten der Epidermis überall ziemlich gleich. Die vorstehenden Angaben beziehen sich auf die Oberseite der Hautelemente, wo das Epithel am mächtigsten entwickelt ist und die Schichten am deutlichsten zu unterscheiden sind. In den Furchen zwischen den Höckern — von einer Schuppenunterseite kann ja auch auf der Bauchseite kaum die Rede sein — verdünnt sich das Epithel bedeutend, und die scharfe Ausbildung der Schichten ist nicht nachweisbar (Fig. 29, Taf. 35); das Gleiche gilt von dem die Cornea überziehenden Epithel, das durch den Mangel der Epithelfaserborsten ausgezeichnet ist (s. o.)

### Epidermis der Haftlappen.

Die Büschel der Haftlappen auf der Unterseite der Zehen wurden zuerst von CARTIER (1872) bei *Platydyctylus verus*, *Thecodactylus laevis*, *Ptyodactylus natalensis* untersucht; es sind nach ihm Büschel von „Cuticularhaaren“, die in regelmäßigen Reihen dicht nebeneinander stehen, sich leicht ablösen und dann an der Basis eine trichterförmige Aushöhlung zeigen, welche auf einen kleinen konischen Zapfen der Epidermisoberfläche paßt. Sie stehen auf einer dünnen homogenen Hornschicht der Epidermis. Die Bildung der

Haftbüschel vollzieht sich nach CARTIER mitten in der Schleimschicht der Epidermis zwischen zwei einschichtigen Lagen sehr voluminöser, cylindrischer Zellen. Nach dem distalen Ende des Haftlappens zu fand CARTIER noch eine Lage ungemein großer, cylindrischer Zellen, die ihm den Eindruck erweckten, als ob durch Querteilung ihnen ähnlicher Zellen die beiden Matrices der Cuticularhaare hervorgegangen seien. Aus der gegenseitigen Lage der ausgebildeten und der zum Ersatz bestimmten Haare schließt CARTIER, daß es sich um ein Vorwärtswachsen in der Richtung nach den Zehenspitzen handeln müsse. Später (1874) vergleicht CARTIER den Bildungsvorgang der Haftbüschel mit den Umwandlungsvorgängen der Epidermis während der Häutung bei der Natter und vermutet, daß die innere Zellage die Matrix der cuticularen Bildungen sei; die äußere Zellage wird mit dem darüber liegenden Teil der Epidermis abgeworfen.

LEYDIG (1876) wendet sich (wie früher schon CARTIER) gegen die alte, wahrscheinlich volkstümliche, seit LINNÉ's Zeiten in die wissenschaftliche Literatur eingedrungene Anschauung, die Geckonen sonderten aus ihren Haftlappen ein Gift ab. Auch hebt er (bei *Phyllodactylus europaeus*) hervor, daß der Härchenbesatz sich über alle Höcker der Hand- und Fußfläche erstreckt, nur daß die Härchen zu feinen Körnchen herabsinken.

BRAUN (1877) betrachtet mit CARTIER die „Cuticularhaare“ am Haftlappen als modifizierte Häutungshärchen, da sie jedesmal nur vor der Häutung entstehen; die Aufgabe der Häutungshärchen sieht er in der mechanischen Trennung der Schichten (s. S. 417).

Auf dem ersten Stadium der Häutung<sup>1)</sup> unterscheidet sich die Epidermis des Haftlappens von *Ascalabotes mauritanicus* (= *Tarentola mauritanica*) nach TODARO (1878, p. 1009) durch das Fehlen des Stratum granulosum. Auf die alte Hornschicht, die keine kompakte Lage aufweist, sondern locker ist und auf der Oberfläche die Haftbüschel trägt, folgt unmittelbar das Stratum lucidum, dann das Stratum glandulare und das Rete Malpighii. Das Stratum lucidum ist aus spindelförmigen, glashellen, nur zum Teil mit Kernen versehenen Zellen zusammengesetzt. Das Stratum glandulare (unsere äußeren Häutungszellen) besteht aus cylindrischen, membranlosen Zellen mit bläschenförmigem Kern und feinkörnigem Plasma. Das

1) Wegen der Schichteneinteilung bei TODARO vgl. die Originalarbeit oder W. J. SCHMIDT 1912a.



Rete Malpighii setzt sich aus zwei Schichten zusammen, den basalen Cylinderzellen und mehreren Reihen gezählter Zellen. Die Oberfläche dieser letzten Schicht bildet eine Lage großer Zellen (unsere inneren Häutungszellen) mit körnigem Cytoplasma und bläschenförmigem Kern, die auf ihrer Außenseite die langen Büschel der neuen Epidermis tragen; diese entstanden schon früher auf dem vorhergegangenen Stadium. Damals bestand der äußere Teil des Stratum Malpighii aus großen polygonalen Zellen, die sich teilen und in die gezählten Zellen, die borstentragenden Zellen und in die Elemente des Stratum lucidum differenzieren. Hier sieht man, nach TODARO, daß die Borsten durch Teilung des Protoplasmas entstehen und keine Cuticularbildungen im Sinne von CARTIER sind. Die Borsten wie das Stratum glandulare bilden sich nur im freien Teil der Haftlappenschuppen. In der zweiten Periode der Häutung (p. 1116) wandeln sich die Zellen des Stratum glandulare (unsere äußeren Häutungszellen) allmählich in eine schleimige Secretmasse mit Körnern und cellulärem Detritus. Die Erscheinung soll beginnen mit einer Verlängerung und Verbreiterung der cylindrischen Zellen und einer mehrfachen Teilung der Kerne, die schließlich alle Vitalität verlieren. Um die Kerne bildet sich ein heller Raum, und in dessen Umgebung beginnt die Degeneration des Plasmas unter der Form einer etwas schwärzlichen Granulierung. Eine solche Degeneration befällt in der Folge den Rest des Cytoplasmas, und so wandeln sich die Zellen in eine schleimige und körnige Masse um. Gleichzeitig sollen die großen Zellkörper, welche die neuen Borsten tragen (die inneren Häutungszellen), miteinander verschmelzen, um die äußere homogene Schicht der „pellicola epidermica“ zu bilden.

M. BRAUN (1882) untersuchte die Haftlappen an der Unterseite der Zehen bei *Anolijs carolinensis* CUV. (= *Anolis carolinensis* GRAY) einem zu den Iguaniden gehörigen Saurier, der wie einige nahe-stehende Genera verbreiterte Zehen besitzt. Es ergab sich, daß das Bild der Haftlappen im allgemeinen mit CARTIER'S Schilderung von *Tarentola* übereinstimmte. Die ein Büschel bildenden Härchen sind an ihrer Basis nicht miteinander verbunden. Die härchentragende gelbe Platte soll eine echte Cuticularbildung sein. Aus der Übereinstimmung der Haftbüschel von *Anolis* mit denen von Geckonen folgert BRAUN, daß dieselben ebenfalls als Cuticularhärchen aufzufassen seien und ihnen dieselbe Funktion sowohl bei ihrer Entstehung wie bei ihrem fertigen Zustand zukomme. Im ersten Falle sollen sie als Hilfsorgan zur Einleitung der Häutung dienen, im

zweiten eine mit der Locomotion im innigsten Zusammenhang stehende Funktion erfüllen.

Die von BRAUN zutage geförderte Übereinstimmung im feineren Bau der Haftlappen bei Geckonen und *Anolis* ist bei dem großen Abstand der betreffenden Familien im System höchst erstaunlich, einerseits ein schönes Beispiel für Konvergenz, andererseits ein Hinweis auf die beschränkte Zahl und bestimmte Richtung von Entwicklungsmöglichkeiten, die in einem Organ oder Gewebe stecken.

Sehr gute histologische Mitteilungen über den Bau der Haftlappenepidermis beim *Gecko* macht NICOLAS (1887). Zur Zeit der Häutung beobachtet man im Epithel zwei an Form und Aussehen sehr verschiedene, durch einen weiten Zwischenraum getrennte Zellenreihen; der Zwischenraum ist von lichtbrechenden Stäbchen erfüllt, die von einer Reihe zur anderen gehen. Unterhalb der tieferen Schicht sieht man mehrere Zellenreihen, ebenso über der oberen eine gewisse Lage abgeplatteter Zellen, die von einer Cuticularlamelle und den Haftbüscheln bedeckt ist. Die beiden erwähnten Zellenreihen bestehen je aus einer einzigen Reihe von Elementen. Die obere Schicht bilden große kubische Zellen, alle ungefähr von gleicher Höhe aber wechselnder Breite (unsere äußeren Häutungszellen). Sie sind hell, sehr schwach gefärbt (durch Osmiumsäure) und feinkörnig. Ihr Kern ist der freien Seite genähert, abgerundet oder oval, glattrandig, auch wenig gefärbt und umschließt 1—2 Nucleolen. Bisweilen findet sich eine Vacuole in ihm. Ganz anders ist das Aussehen der tiefen Zellen (unsere inneren Häutungszellen), die eine geradlinige Reihe cylindrischer Zellen mit gerundeter Unterseite bilden. Ihr Volum schwankt nur innerhalb enger Grenzen. Ihr Cytoplasma ist körnig und färbt sich stark, umschließt oft große Granulationen, die zu kleinen Anhäufungen gruppiert und schwarz gefärbt sind (Fett oder Pigment). Der in den abgerundeten Teil der Zelle zurückgedrängte Kern ist kuglig. Oft existiert in seinem Innern eine große Vacuole, so daß bisweilen die Kernsubstanz auf einen sehr schmalen Halbmond an der einen oder anderen Seite reduziert ist. Diese Zellen unterscheiden sich scharf von ihrer Umgebung. Die zwischenliegenden, durch Osmiumsäure graugrün gefärbten Stäbchen sind in ihrem dünneren, mittleren Teil homogen, nach den Enden zu erweitert und deutlich gestreift, namentlich das obere Ende scheint aus kleinen verklebten Stäbchen gebildet. Am unteren Ende gehen die Fibrillen auseinander und senken sich in das Protöplasma der cylindrischen Zellen ein, wo man sie bis auf  $\frac{1}{4}$  oder  $\frac{1}{3}$  von deren Höhe ver-

folgen kann. Das obere Ende ist quer abgestutzt und lehnt sich gegen die Unterseite der kubischen Zellen; an dieser Stelle halten die Enden aller Stäbchen genau das gleiche Niveau ein. Im allgemeinen, meint NICOLAS, entsprächen einer Cylinderzelle zwei Stäbchen, einer korrespondierenden kubischen drei (s. u. H. R. SCHMIDT u. S. 415). Selten entfällt 1 Stäbchen auf jede Zelle.

Um ein Verständnis dieser Bildungen zu gewinnen, hat NICOLAS den Übergang der beiden Zellenreihen in die gewöhnliche Epidermis studiert vor allem am Schuppenrand der proximalen Haftlappen. Die Cylinderzellen setzen sich hier in eine Schicht von Elementen fort, die allmählich den typischen Charakter verlieren und, indem sie um die Kante der Schuppe herum eine Kurve beschreiben, in die platten Epithelzellen der (vergleichend anatomisch gesprochen) Unterseite der Schuppe übergehen. An der Übergangsstelle finden sich große, hohe, helle, körnige, cylindrische Zellen, die auf der anderen Seite der Schuppe scharfe Begrenzung und zylindrische Form verlieren. Die cylindrischen Zellen sind also nach NICOLAS das Resultat einer Differenzierung der platten Epidermiszellen. Das Gleiche läßt sich an der hinteren Übergangsstelle für die kubischen Zellen feststellen. Die Stäbchen entstehen gemäß NICOLAS in den kubischen Zellen (unseren äußeren Häutungszellen), wie an den Übergangsstellen zu beobachten ist. Sie erscheinen zunächst unter der Form von Streifen im unteren Teil der kubischen Zellen, deren Grenzen allseits in der Übergangszone deutlich kenntlich sind. Sie nehmen allmählich an Größe zu und die kleinen Stäbchen erweisen sich als Büschel von Haaren. Diese kubischen Zellen beginnen also von unten nach oben zu keratinisieren und bilden die Borsten aus. Sicher stehen aber auch die Borsten während ihrer Entwicklung zu den tiefen Cylinderzellen in Beziehung, und auch später bleibt zwischen ihnen eine Verbindung; denn die feinen Streifen dringen in das Innere der Zelle ein. Bei der Häutung verschwindet der obere Teil der langen, hellen Zellen; es fallen die oberflächlichen Haftbüschel mit ihrer Cuticula und einigen Lagen platter Zellen. Die tiefen Stäbchen kommen nunmehr an die Oberfläche und erscheinen auf der Reihe der cylindrischen Zellen aufgepflanzt. Diese selbst unterliegen, nachdem sie ihre Rolle gespielt haben, Umformungen, die sie in eine hornige oder cuticulare Schicht überführen. — Die alten Borsten stehen auf einer kompakten, bisweilen gestreiften und lamellosen, kernlosen Lamelle; sie haben dasselbe Aussehen wie die unteren, erscheinen nur ein wenig dicker. Das eine Ende sitzt der

Cuticularlamelle auf, das freie Ende bildet einen Pinsel kleiner Stäbchen, die sich mehr oder weniger gegeneinander spreizen.

HAASE (1900) untersuchte den Bau der ausgebildeten Haftorgane bei *Hemidactylus platycephalus* (= *H. mabuia*), *Hemidactylus verruculatus* (= *H. turcicus*), *Platydictylus guttatus* (= *Gecko verticillatus*), *Phyllo-dactylus* (*Oedura*?), *Gymnodactylus marmoratus* und *Platydictylus muralis* (= *Tarentola mauritanica*). Er läßt es unbestimmt, ob die Platte, welche die Haftbüschel trägt, Cuticula sei. Jedes Haftbüschel, ein Stäbchen mit zarter Längsstreifung geht, gleichmäßig in die Oberfläche der Epidermis über (gegen CARTIER s. o.) und endet distal in einem Pinsel. Über die Häutungszellen bringt HAASE kaum etwas Neues. Die von NICOLAS aufgefundenen Lagebeziehungen der oberen und unteren Zellen hält er nicht für konstant; auch in betreff der Deutung der Übergangszellen stimmt er nicht mit NICOLAS überein; er hält sie für Elemente des Stratum medium. Ein ganz neues Moment aber trägt HAASE in die Deutung der Verhältnisse dadurch hinein, daß die erste Anlage der Haftbüschel auf Intercellularbrücken zurückzuführen sei. Bei *Hemidactylus verruculatus* konnte er feststellen, daß zwischen dem Rete Malpighii und der unteren Lage der Hornschicht 3—4 Lagen rundlicher Zellen sich befinden, von denen sich 2 Lagen durch ihre Größe von der Umgebung abheben. Diese sind durch einen ziemlich breiten, hellen Saum getrennt, der eine senkrechte Strichelung, die Zellbrücken, erkennen läßt. Aus ihm bilden sich die „Cuticularbildungen“ heraus. Es bleibt unverständlich, wie HAASE nach diesen Beobachtungen noch immer von „Cuticularbildungen“ spricht, da doch die Zellbrücken als protoplasmatische Verbindungen gelten und schon TODARO (s. o.) gegen diese Auffassung Front gemacht hatte, auch NICOLAS (s. o.) den Vorgang mit einer Keratinisation verglichen hat. HAASE nimmt also an, daß die Büschel anfangs Zellbrücken sind, die im Beginne ihrer Entwicklung beiden Zellenlagen zugehörig, sich durch Ausscheidung seitens der basalen Cylinderzellen (unseren inneren Häutungszellen) vergrößern. Von den Degenerationerscheinungen im Stratum glandulare, die TODARO beschreibt (s. o.), konnte HAASE nichts beobachten. Was die Art der Funktion der Haftlappen angeht, so entscheidet sich HAASE für Adhäsion, und zwar soll das Andrücken der Zehen in der Weise geschehen, daß sie an der Unterlage etwas vorbeigezogen werden. Eine Luftverdünnung zwischen je zwei Haftlappen kommt nicht in Frage, weil dieser Raum seitlich gegen die umgebende Luft offen bleibt.

WEITLANER (1902) stellte bei *Hemidactylus platyurus* fest, daß der tote Fuß ebenso haftet wie der lebendige, auch wenn man Seidenfäden zwischen den Lamellen durchzieht, ein Resultat, das allen Erklärungen, die mit pneumatischen Wirkungen arbeiten, den Boden entzieht und beweist, daß die Haftlappen allein die Haftfaktoren sind. Auf glattem Schreibpapier konnte die abgeschnittene haftende Extremität ein Gewicht von 80—90 g Belastung tragen, ohne loszureißen. Auch im luftverdünnten Raum (65 cm Quecksilbersäule) blieb die abgeschnittene Extremität, von der alle Zehen bis auf die mittlere entfernt wurden und diese der Krallen beraubt wurde, bei Belastung von 10 g an Schreibpapier hängen. Die schon früher angezweifelte Anschauung, der Luftdruck bewirke die Adhärenz der *Gecko*-Zehe, muß daher endgültig aufgegeben werden; der Luftdruck kann höchstens ein akzessorischer Faktor sein. Bis heute harret das Problem seiner vollkommenen Lösung!

H. R. SCHMIDT (1904) schätzt die Zahl der zu einem dichten Polster angeordneten Haftbüschel bei *Ptychozoon* an einem Lappen auf etwa 30000, demnach auf einer Zehe auf über 200000. Sie bestehen nach ihm schon vom Grund der Epidermis an aus einzelnen Haaren, die unten bündelweise geschlossen sind, an ihrem distalen Ende mehr oder weniger auseinanderweichen. Jedes einzelne Härchen soll an seinem distalen Ende kurz nach unten umgebogen sein und somit seine winzige Endfläche (nicht Spitze) genau der Unterlage auflegen. Von der Fläche her betrachtet, stehen die Borsten zu ziemlich regelmäßigen, quadratischen Feldern angeordnet, und jedes Feld erscheint wieder in 4 (selten mehr oder weniger) kleine Feldchen eingeteilt. Die Felder sind etwas unregelmäßig in Quer- und Längsreihen angeordnet. Es gelang H. R. SCHMIDT die Bildung der Borsten genauer, als seine Vorgänger vermochten, zu verfolgen. Ursprünglich sind die beiden Reihen der Häutungszellen annähernd gleich groß, kubisch oder kurz cylindrisch; die einander zugekehrten Zellgrenzen sind deutlich ausgebildet. Zellverbindungen waren nicht nachweisbar. Nach einem Vergleich mit späteren Stadien schien schon hier der Anfang einer Differenzierung der „Härchen“ vorhanden zu sein; denn die Basis der äußeren Häutungszellen erscheint stärker und gröber gekörnt („pigmentiert“) als der übrige Teil der Zelle, was an Eleidin- oder Keratohyalinbildung erinnern soll; sie soll sich allmählich in Hornstäbchen umwandeln. Die Kerne der Zellen liegen in dem der Bildungszone der Borsten abgewandten Teil. Auf Quer- und Längsschnitten durch die Haftlappen sind die

beiden Reihen der Zellen so gegeneinander verschoben, daß immer eine äußere Bildungszelle genau über zwei inneren, und eine innere genau unter zwei äußeren steht. Längs- und Querschnitt miteinander kombiniert ergeben räumlich ein solches Lageverhältnis, daß jede äußere Bildungszelle über vier inneren, jede innere unter vier äußeren steht. Auf dem folgenden Stadium sind die Zellen höher geworden, ihre seitlichen Grenzen deutlich erhalten, ihre einander zugekehrten Wände durch einen hellen Saum getrennt, in welchem von Zelle zu Zelle gehende Protoplasmaverbindungen zu konstatieren sind. Die Basis der äußeren Zellen ist schon in feine Stäbchen differenziert, die als direkte Fortsetzungen der Zellverbindungen erscheinen. Diese Stäbchen sind äußerst fein, scharf und gleichmäßig und nehmen etwa das untere Drittel des Zelleibes ein; ihre Enden innerhalb der Zellen sind kaum festzustellen. Auf einem späteren Stadium gewinnen die Stäbchen engere Beziehung zu den inneren Bildungszellen; es sieht aus, als wenn die unteren Zellen fingerförmige Fortsätze nach oben aussendeten, die in das Plasma der äußeren Zellen hineinreichten. Mit konstanter Regelmäßigkeit gehen von jeder inneren Bildungszelle zwei Bündel nach zwei äußeren Zellen. An ihrer Basis sind die Bündel etwas eingeschnürt, so daß ein Zwischenraum zwischen zwei nebeneinander liegenden Bündeln entsteht. Nun gewinnen die Stäbchen rasch beträchtliche Länge; die äußeren Bildungszellen sind in ihren Umrissen noch sehr deutlich erhalten, zeigen aber Anzeichen eines Zerfalls. Die inneren haben an Höhe beträchtlich abgenommen, platten sich immer mehr ab und verhornen. Kurz vor dem Abwerfen der älteren Epidermisgeneration ist von den äußeren Zellen nur noch eine detritische Masse vorhanden, in welcher hier und da zerstreut die letzten Spuren der Zellkerne aufzufinden sind. Diese Zerfallsmasse hat sich zum Teil schon mit dem darüber befindlichen Stratum corneum der älteren Epidermisgeneration mitsamt dem borstentragenden Häutchen abgehoben. Die unteren Bildungszellen sind ganz platt geworden und ergeben schließlich die äußerste härchentragende Schicht der Epidermis; ihre sehr geschrumpften Kerne sind noch nachweisbar (vgl. die Abbildungen von H. R. SCHMIDT oder die nach ihnen angefertigten Zeichnungen bei W. J. SCHMIDT, 1912a). — Die Zellen an der distalen Spitze des Haftlappens deutet H. R. SCHMIDT gleich NICOLAS; sie unterliegen gegen das Ende der Ausbildung der neuen Epidermis einer „blasigen Degeneration“, ihr Protoplasma zerfällt oder schwindet, der Kern tingiert sich sehr stark, wird deformiert und bildet schließ-

lich einzelne Brocken und Schollen. Die Zelle selbst bläht sich in unregelmäßiger Weise mehr und mehr auf. H. R. SCHMIDT betrachtet die äußeren und inneren Zellen als Matrices der neu zu bildenden Härchen, weil 1. die Anfänge der Borsten als Zellverbindungen sowohl den äußeren als auch den inneren Zellen angehören, 2. auf gewissen Stadien der Borstenbildung eine deutliche Differenzierung der Basis der äußeren Bildungszellen in einzelne Stäbchen wahrnehmbar ist, die der Zahl der Zellverbindungen entsprechen und sich als direkte Fortsetzungen derselben innerhalb der äußeren Zellen erkennen lassen, 3. die Verbindung der Stäbchen mit den inneren Zellen späterhin eine innigere wird und diese schließlich die Ausbildung der Borsten allein übernehmen, 4. äußere und innere Zellen gleiche Größe, in färberischer Hinsicht sich gleich verhaltendes Cytoplasma und ein gleiches Lageverhältnis der Kerne zeigen. — H. R. SCHMIDT sieht das wirksame Prinzip der Anheftung in den Borsten selbst. Da eine Wirkung des luftverdünnten Raumes auszuschließen ist, bleibt ihm nur die Annahme, daß bei der innigen Berührung der Tausende von kleinen Endflächen der Borsten mit der Unterlage ebenso viele elektrische Doppelflächen gebildet werden, auf welche letzten Endes das Haften der Zehen zurückzuführen wäre. —

Die ausgebildeten Haftbüschel von *Uroplatus fimbriatus* (Fig. 1, Taf. 33) sind leicht S-förmig geschwungene Stäbchen, die mit stark verbreiteter Basis (*B*) in die Oberfläche der Epidermis übergehen, kurz oberhalb der Basis ihre geringste Dicke besitzen, dann allmählich stärker werden und zu einem schlanken Pinsel (*E*) sich auflösen. Der Basalkegel (*B*) zeigt eine sehr deutliche Streifung, die durch die einzelnen das Haftbüschel zusammensetzenden Fasern bedingt ist, deren jede einem Bündelchen von Plasmafasern (Zellbrücke) entspricht. Diese Fasern, die in der Mitte des Haftbüschels (*M*) fest aneinandergepreßt und verklebt sind, weichen an der Basis nach allen Seiten auseinander und werden damit einzeln sichtbar. Volle Klarheit über diese Verhältnisse geben Querschnitte durch die Haftbüschel. Kurz über dem Basalkegel (Fig. 2a, Taf. 33) erscheint der Querschnitt eines Haftbüschels fast homogen, annähernd kreisförmig mit welligem Kontur, der durch die peripheren Einzelfasern hervorgerufen wird; im Basalkegel selbst hat sich der Querschnitt (Fig. 2b, Taf. 33) in eine Menge einzelner Fasern aufgelöst, von denen die mittleren gewöhnlich senkrecht, die seitlich mehr schräg getroffen

sind. Das distale Ende des Kegels löst sich ebenfalls in die einzelnen Fasern auf, so daß ein Pinsel zustande kommt. Diese Aufspaltung erfolgt nicht gleich an einer Stelle vollkommen, sondern schreitet etwa von der oberen Hälfte der Borste an zum Ende hin allmählich fort. So zerfällt der kompakte Teil des Haftbüschels zunächst nur in zwei oder drei Teile, die sich wiederum in verschiedener Höhe weiter auffasern.

Da die geschilderten Einzelheiten ziemlich stark von H. R. SCHMIDT's Darstellung der Haftborsten von *Ptychozoon* abweichen, habe ich seine Beobachtungen einer Nachprüfung unterzogen. Bei dieser Form kann ich nicht finden, daß die einzelnen Härchen von der Spitze bis zur Basis des Haftbüschels getrennt verlaufen. Vielmehr vereinigen sich auch hier die Härchen des Pinsels zu einer geringen Zahl stärkerer Fasern; diese allerdings sind meist bis zur Oberfläche der Epidermis isoliert zu verfolgen. Insofern ist die Abbildung 2 bei H. R. SCHMIDT nicht genau; die Faserung der Büschel ist zu fein wiedergegeben, die Existenz der erwähnten stärkern Fasern tritt nicht hervor. Daß die Enden der Härchen umgebogen seien, konnte ich bei *Ptychozoon* nur beobachten, wenn ich die Borsten trocken untersuchte; es scheint mir dieses Verhalten auf Schrumpfung zurückführbar. Bei *Uroplatus* sah ich nichts davon.

Keiner der früheren Beobachter scheint die Haftbüschel mit Kalilauge behandelt zu haben, was eigentlich um so näher lag, als man diese Bildungen für cuticulare hielt und ihr Verhalten gegen Alkalien im Gegensatz zum Keratin einen gewissen Aufschluß über ihre Substanz gegeben hätte. Erwärmt man die Haftbüschel leicht mit verdünnter Kalilauge — ich habe den Versuch bei *Uroplatus*, *Phelsuma*, *Tarentola*, *Ptychozoon* mit gleichbleibendem Ergebnis wiederholt gemacht —, so werden in jedem Haftbüschel Querverbindungen sichtbar, wodurch das ganze Büschel ein leiterartiges Aussehen bekommt (Fig. 3, Taf. 33). Diese Quersprossen fehlen im Endbüschel (*E*): sie vereinigen bei *Uroplatus* im kompakten mittleren Teil die gröberen Fasern. Ihre Zahl ist sehr verschieden. Sind sie spärlich vorhanden, so haben die von ihnen und den Fasern umschlossenen Räume mehr längliche Form, folgen sie in kurzen Abständen aufeinander, so sieht das Büschel wie von Vacuolen durchsetzt aus, die in Reihen geordnet sind. Erwärmt man zu stark, dann verquellen die Büschel, lösen sich schließlich ganz auf und bekunden damit ihre Hornnatur. Bei *Ptychozoon* treten die Quersprossen natürlich nicht zwischen, sondern nur innerhalb der ein-



zelen gröberen Fasern auf, da diese getrennt bis zur Basis der Büschel verlaufen.

Die einzige Erklärung für jene überraschende Struktur scheint mir folgende zu sein. Die Fibrillen des Haftbüschels sind, wie schon mehrfach kurz angedeutet, verhornte Plasmafasern. Da die Plasmafasern nun nicht nur als isolierte Fibrillen, sondern auch als netzige Bildungen auftreten, was mit ihrer Differenzierung aus dem wabigen Cytoplasma zusammenhängt (s. HEIDENHAIN, 1911, p. 957f. „genetzte Zellen“ und unsere Angaben S. 414), so dürften die Quersprossen nichts anderes als Andeutungen eines solchen Netzes sein, bei dem die überwiegende Differenzierung in einer Richtung den fibrillären Charakter ausgesprochen hervortreten läßt.

Nach der ausführlichen Literaturbesprechung (S. 399f.) verzichte ich auf die allgemeinen Bauverhältnisse der Haftlappen einzugehen und erwähne nur, daß bei *Uroplatus* die Haftlappen nur den vorderen Teil der Zehe einnehmen und zwei Reihen divergierender, bogig geschwungener Lamellen darstellen. Diese Anordnung macht die Herstellung so übersichtlicher Schnitte wie bei anderen Formen mit ungeteilten, geradlinigen, quer zur Längsrichtung der Zehe verlaufenden Haftlappen unmöglich. Ich habe meist die Haftlappen mitsamt dem darunter gelegenen Gewebe bis auf den Knochen mit dem Rasiermesser abgetragen und jede Reihe der Lamellen für sich geschnitten, um die Lappen möglichst quer zu treffen, ferner auch die Haftlappen parallel zur Fläche der Haut geschnitten, um Querschnitte der fertigen (s. o.) und in Bildung begriffenen Borsten zu erhalten.

Die Haftborsten sinken im proximalen Teile der Lappen allmählich zur Größe und Form der gewöhnlichen, den ganzen Körper bedeckenden Epithelfaserborsten herab. Das Verhalten der Epidermis — es handelt sich hier und im Folgenden immer um die Epidermis kurz vor der Häutung — an diesen Stellen schließt sich am engsten an die sonst vorhandenen, früher geschilderten gewöhnlichen Zustände (s. S. 397) an. Das Epithel hat zwar an Dicke zugenommen, läßt aber noch eine Identifizierung sämtlicher Schichten mit den früher beschriebenen zu (Fig. 37, Taf. 36). Das *Stratum Malpighii* (*Str.m*) besteht aus mehreren Schichten, deren Elemente hier sämtlich deutlich durch Zellücken getrennt sind, die von zarten Brücken durchsetzt werden. In der basalen Cylinderzellschicht fallen einzelne Elemente durch ihre geringe Größe und dunkle Färbung auf (Z, Fig. 37, Taf. 36). Die Plasmafasern, die

sonst in diesen Zellen kaum kenntlich sind, treten deutlicher hervor und lassen ihre Beziehung zu den Zellbrücken erkennen. Die Bedeutung dieser Zellen ist mir unklar. Die auf die basalen Zellen folgenden des Stratum Malpighii sind schon stark abgeplattet, was auch in der länglichen Form ihrer Kerne zum Ausdruck kommt.

Über dem Stratum Malpighii liegen in einfacher Schicht die in Verhornung begriffenen Zellen der neuen Epidermisgeneration ( $H_1$ , Fig. 37, Taf. 36). Sie zeigen den gleichen Umriß wie an anderen Stellen der Epidermis. Aber ihre Verhornung ist nicht so stark, sondern beschränkt sich auf eine dünnere periphere Zone. Das Innere der Zellen ist von Plasmafasern durchsetzt, die senkrecht zur Fläche der Haut verlaufen, innerhalb der verhornten Wand als dunkle Punkte erscheinen. Diese Zellen sind mit den benachbarten des Stratum Malpighii durch Zellbrücken verbunden und von der nach außen folgenden Lage der unteren Häutungszellen durch einen hellen Raum getrennt, in dem ich die Brücken nicht gewiß wahrnehmen konnte; ihre Gegenwart ist aber nicht unwahrscheinlich.

Auch hier treten die inneren Häutungszellen ( $uH_z$ , Fig. 37, Taf. 36) uns noch als die platten Elemente mit entsprechend geformten Kernen entgegen, wie wir sie sonst in der Epidermis kennen lernten. Aber es gelingt hier leichter, ihre seitlichen Grenzen festzustellen: sie schieben sich nicht wie die abgeplatteten Zellen der tiefen Lagen mit zugeschärften Enden mehr oder weniger übereinander, sondern sie stoßen mit schmalen, senkrecht zur Ebene der Haut gerichteten Kanten aneinander, ein Verhalten, das sich im Folgenden immer mehr ausprägt.

Die Lage der äußeren Häutungszellen ( $oH_z$ , Fig. 37, Taf. 36) hat beträchtlich an Höhe zugenommen. Ebenfalls bei ihnen sind die seitlichen Zellgrenzen gut kenntlich. Sie stellen dünne, punktierte Linien dar, welche sich zwischen den Borsten hindurch bis zu den unteren Häutungszellen verfolgen lassen. Die Punktierung weist darauf hin, daß auch hier Zellbrücken bestehen. Das untere Ende der erwähnten Wände drängt die obere Wand der inneren Häutungszellen mit scharfer Kante etwas nach innen in diese Zellen hinein. Man kann hier feststellen, daß die Seitenwände von oberen und unteren Häutungszellen miteinander abwechseln — nicht aufeinander treffen und daß so immer eine äußere Häutungszone über zwei inneren und umgekehrt steht (s. o. bei H. R. SCHMIDT).

Im unteren Teil der äußeren Häutungszone sind die Borsten zur

Ausbildung gekommen; sie unterscheiden sich in keiner Weise von denjenigen der gewöhnlichen Epidermis; sie sind durch einen dünnen hellen Saum von den inneren Häutungszellen geschieden. Über den Borsten zieht sich eine dunklere protoplasmatische, ganz schwach quergestreifte Zone hin. Ihre Höhe ist ungefähr wie diejenige der Borsten. Die Querstreifen sind nichts anderes wie die noch unvollkommen differenzierten Fortsetzungen der Borsten. Der obere Teil der Zellen enthält schwach gefärbtes Cytoplasma mit den körnigen Einlagerungen, die uns von der Epidermis im übrigen als charakteristisch für diese Schicht bekannt sind. In ihm liegen auch die zuweilen etwas geschrumpften Kerne.

Während die äußeren Häutungszellen basal geradlinig begrenzt sind, ist ihr oberer Kontur durch die gegendrängenden Zellen der lockeren Hornschicht (*lH*, Fig. 37, Taf. 36) gewellt. Diese Zellen sind nicht so stark abgeplattet wie in der Epidermis sonst, wo sie als Lamellen erscheinen; auch nur ganz wenig verhornt (dünne Wandschicht) und durch sehr feine Zellücken getrennt. Die Kerne sind nur mäßig abgeflacht und chromatinarm.

An der festen Hornschicht (*lH*, Fig. 37 Taf. 36) sind Einzelheiten nicht zu erkennen; sie erscheint bei Eisenhämatoxylinfärbung als einheitliche schwarze Lage. Das Oberhäutchen mit den Epithelfaserborsten hatte sich am Präparat abgehoben und ist in der Zeichnung nicht wiedergegeben.

Dort, wo die großen Haftbüschel allmählich kleiner werden, finden wir ein Verhalten der Epidermis, das zwischen dem eben besprochenen und dem typischen Haftlappenepithel steht. Ich gebe nur die Zone der oberen und unteren Häutungszellen wieder, da nur hier wesentliche Abweichungen sich eingestellt haben (Fig. 38, Taf. 36). Die inneren Häutungszellen (*uH<sub>2</sub>*) sind viel höher, fast kubisch geworden, oben geradlinig, unten bogig begrenzt. Sie stoßen also mit breiten Flächen seitlich aneinander, zwischen denen sich Zellbrücken ausspannen. Ihr Cytoplasma zeigt nicht mehr die homogene Beschaffenheit, sondern läßt deutlich ein wabiges Netz von Plasmafasern erkennen. Auch hier wechseln die senkrechten Wände von oberen und unteren Häutungszellen regelmäßig miteinander ab, wobei die Querwände der oberen Zellenreihe in die unteren Zellen etwas einspringen, wie vorhin auseinandergesetzt wurde. Die Kerne dieser Zellen liegen im basalen Teil, sind chromatinarm, oft geschrumpft und dann von einer Kernhöhle umgeben.

Äußere und innere Häutungszellen sind durch eine deutliche

Linie voneinander abgesetzt, von der es unentschieden bleibt, ob sie der oberen oder unteren Zellenreihe angehört. Die äußeren Häutungszellen (*oHz*, Fig. 37, Taf. 36) haben noch an Umfang zugenommen, sind annähernd kubisch geworden. Ihre seitlichen Wände sind leicht gewellt, bestehen aus punktierten Linien und verlaufen zwischen den kleinen Büscheln her bis zur Oberfläche der unteren Zellenreihe. Die Büschel nehmen mehr als die halbe Höhe der Zellen ein, sind viel dicker und länger als die Epithelfaserborsten der gewöhnlichen Epidermis und spalten sich am Ende pinselartig auf. In ihrem unteren Teil zeigen sie manchmal eine Art Querstreifung, die wohl mit den Quersprossen (s. S. 408) in Verbindung zu bringen ist. Jede dicke Borste ist als ein Bündel von Epithelfasern aufzufassen. Indem die Fasern in gleichen Abständen (wie Interzellularbrücken) aus den inneren Häutungszellen heraustreten, sich in den äußeren Häutungszellen bündelweise und eng zusammenschließen, kommen die Basalkegel der Haftbüschel zustande. Der obere Teil der äußeren Häutungszellen wird von granuliertem Cytoplasma eingenommen. An manchen Stellen lassen sich die Fortsetzungen der Borsten als zarte Streifung in ihm erkennen. Im Plasma treten schon vereinzelt jene großen Granula auf, denen wir bei der typischen Haftlappenepidermis genauere Beachtung schenken werden. Die Kerne der oberen Häutungszellen liegen ihrem oberen Rand genähert, sind chromatinarm und meistens geschrumpft.

Überschauen wir nochmals das Verhalten der Epidermis im Übergangszustand von der gewöhnlichen Epidermis zum charakteristisch ausgebildeten Haftlappenepithel, so müssen wir als unbezweifelbare Tatsachen mit NICOLAS konstatieren, daß die Borsten im unteren Teil der äußeren Häutungszellen entstehen: die Grenze zwischen äußeren und inneren Häutungszellen ist einwandfrei festzustellen, und auch das Hinabreichen der seitlichen Zellwände der äußeren Häutungszellen zwischen den Borsten läßt keine andere Auffassung zu, als daß die Borsten den äußeren Häutungszellen angehören. Diese Tatsachen müssen wir für die Deutung der typischen Haftlappenepidermis im Auge behalten, weil hier die Abgrenzung oberer und unterer Häutungszellen sehr viel schwieriger ist. —

Die gesamte Epidermis des Haftlappens, alte und neue Generation umfassend, ist in Textfig. F wiedergegeben. Sie besitzt eine außerordentliche Dicke, die zum größten Teil auf Rechnung der oberen Häutungszellen kommt.

Das Stratum Malpighii (*StrM*, Fig. F) besteht aus 3—4 Lagen von Zellen, deren Grenzen schwer festzustellen sind. Erst, wenn die Verhornung einsetzt und damit ein Unterschied des peripheren und des zentralen Teiles der Zellen sich herausbildet, werden die Umrisse abgeplatteter Zellen sichtbar. Über dem Stratum Malpighii liegen schon mehrere Lagen solcher verhornter Zellen, die Hornschicht (*H*) der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration. Durch die geringe Abflachung der Zellen, den etwas gewellten Verlauf ihrer Grenzen und damit das Fehlen der typischen linsenförmigen Profilansicht, schließlich auch durch den geringen Grad der Verhornung weicht die in Bildung begriffene Hornschicht von dem Verhalten in der gewöhnlichen Epidermis ab. Die Zellen sind durch schmale, von Brücken durchsetzte Interzellularlückengentrennt (was bei der mäßigen Vergrößerung der Textfig. F nicht dargestellt werden konnte). Ihr Cytoplasma weist eine zarte, auf dem Vorhandensein von Plasmafasern beruhende, senkrecht zur Fläche der Haut gerichtete Streifung auf und stimmt darin mit der in Bildung begriffenen Hornlage der übrigen Epidermis überein.

Die nun nach außen folgenden inneren Häutungszellen (*uHz*, Textfig. F) bilden eine Reihe annähernd kubischer Zellen mit

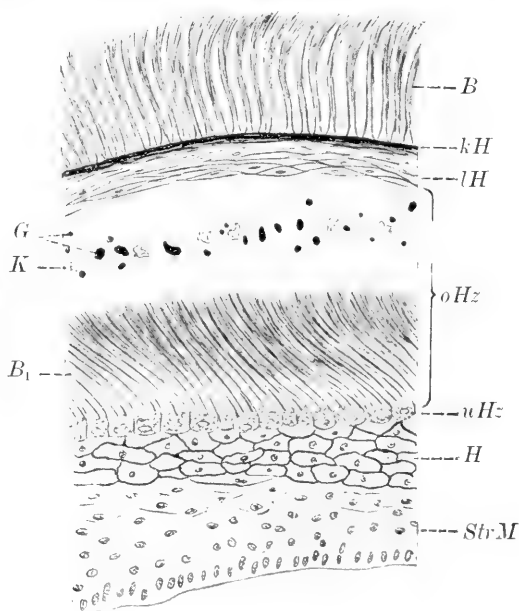


Fig. F.

*Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch die Epidermis eines Haftlappens, die kurz vor der Häutung steht. 280:1.

*B* Borsten. *kH* kompakte, *lH* lockere Hornschicht der abzuwerfenden Epidermisgeneration. *oHz* äußere Häutungszellen. *K* ihre degenerierten Kerne. *G* Granula. *B<sub>1</sub>* die in ihnen entwickelten Borsten der neuen Epidermisgeneration. *uHz* innere Häutungszellen. *H* Hornschicht der neuen Epidermisgeneration in Bildung begriffen. *StrM* Stratum Malpighii.

gerundeter Basisfläche; sie stehen mit der Basis der Borsten in einem innigen Zusammenhang (Fig. 41, Taf. 36). Die Zellen sind durch enge, von Brücken durchsetzte Lücken getrennt und zeigen das im letzterwähnten Übergangsstadium entwickelte Netz der Plasmafasern gut ausgebildet: es färbt sich mit Eisenhämatoxylin stark. Die Kerne sind fast immer geschrumpft und liegen, von einer Kernhöhle umgeben, nahe der gerundeten Basis der Zellen.

Das Netzwerk der Plasmafasern geht nun in die Basalkegel der Büschel (*B*) allmählich über (Fig. 41, Taf. 36), in dem die Fasern, welche die Haftbüschel zusammensetzen, in die inneren Häutungszellen einstrahlen und sich in das Netz auflösen; eine Grenze zwischen äußeren und inneren Häutungszellen läßt sich somit hier (wenigstens auf dem vorliegenden Entwicklungszustand) nicht erkennen; für ihre Festlegung muß man auf die beschriebenen Übergangsstadien zurückgreifen.

Die äußeren Häutungszellen (*oHz*, Textfig. F) haben hier eine ungeheure Größe erreicht; ihre seitlichen Zellgrenzen sind nur im oberen, von den Haftborsten freien Teil und auch hier nur stellenweise und undeutlich zu erkennen; zwischen den Haftbüscheln hindurch lassen sie sich nicht verfolgen.

Die Haftbüschel entspringen mit kegelförmig angeschwollener Basis den inneren Häutungszellen, meist zu je zwei im Schnitt sichtbar (*B*, Fig. 41, Taf. 36). Über ihr Verhalten geben Flachschnitte durch die Haftlappen, in denen die Borsten quer getroffen sind, weiteren Aufschluß. Nahe der Basis (Fig. 42, Taf. 36) sind die Querschnitte rundlich; bei Doppelfärbung mit Eisenhämatoxylin und Eosin kann man bisweilen etwas von Struktur erkennen, indem einige, meist in der Mitte gelegene, zu einem Kreis angeordnete Fibrillen als schwarze Pünktchen erscheinen. Daß nur diese Fibrillen sichtbar sind, während doch zweifellos das ganze Haftbüschel aus Fibrillen zusammengesetzt ist, hängt vielleicht mit einem durch die Fixierung bedingten, verschiedenen färberischen Verhalten der peripheren und zentralen Fibrillen zusammen. Bei Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin und Pikrinsäure (Fig. 43, Taf. 36) scheinen die Querschnitte der Haftbüschel ganz homogen. Sehr bemerkenswert ist in diesen Präparaten die starke Färbung mit Pikrinsäure, die den Gehalt der Haftbüschel an Keratin anzeigt: die Haftbüschel sind verhornte Plasmafasern. Zwischen den Querschnitten der Haftbüschel liegen noch ziemlich beträchtliche Mengen unveränderten Cytoplasmas, die im Längsschnitt weniger bemerkbar sind. Im oberen Teil der Fig. 43 (Taf. 36) beginnt die

Aufspaltung der Haftborsten: Gruppen von zwei oder drei kleineren Querschnitten liegen dicht zusammen und verraten so ihre Zusammengehörigkeit zu dem basalen Abschnitt eines Haftbüschels. Das Cytoplasma hat sich von ihnen abgehoben, nur eine dünne, dunkler gefärbte Lage ist fest auf den Fasern haften geblieben. Querschnitte auf einem noch höheren Niveau zeigen die Aufspaltung noch weiter fortgeschritten (Fig. 44, Taf. 36). Die einzelnen Durchschnitte liegen gruppenweise beisammen; jede Gruppe vereinigt sich in einem tieferen Niveau zu einem Haftbüschel. Die Gruppen lassen sich genau in zwei Netze mit sechseckigen Maschen einordnen, die in Fig. 44 (Taf. 36) blau und rot eingetragen sind. Diese Gruppenanordnung ist bedingt durch die von H. R. SCHMIDT (s. o.) festgestellte Lagebeziehung der äußeren und inneren Häutungszellen. Die rot umrandeten Polygonale entsprechen den äußeren Häutungszellen: sie treten in noch höherem Niveau immer deutlicher hervor und gehen in die Grenzen der äußeren Häutungszellen über, während die blauen Polygonale mit den inneren Häutungszellen korrespondieren, undeutlicher werden und schwinden. So läßt sich hier unmittelbar beobachten, was H. R. SCHMIDT (s. o.) aus einem Vergleich von Längs- und Querschnitten durch die Haftlappen geschlossen hat: auch die Vermutung dieses Autors, die Häutungszellen seien sechseckige Prismen (nicht Würfel, wie im Schema von H. R. SCHMIDT), finden wir meist bestätigt. Einen Querschnitt fast durch das äußerste Ende des Pinsels gibt Fig. 45 (Taf. 36) wieder; es sind die gleichen Zellen wie in Fig. 44, nur bei höherer Einstellung gezeichnet, so daß die Verzweigung der gröberen Fasern noch gesteigert ist. Hier kann man das eben auseinandergesetzte Deutlicherwerden der Grenzen der äußeren Häutungszellen und das Zurücktreten der inneren gut verfolgen.

Die Enden der Pinsel (*B*) schließen, wie aus dem Längsschnitt der Haftbüschel zu ersehen ist (Fig. 39, Taf. 36), in gerader Linie gegen den oberen, kernhaltigen Teil der äußeren Häutungszellen ab. Diese Partie der Zellen ist von schaumigem, stark vacuolisiertem Cytoplasma erfüllt, in dem gröbere, stärker gefärbte Züge deutlich hervortreten. Das Plasma dieser Zellen (*oHz*) befindet sich in dem vor allem von NICOLAS und TODARO (s. o.) genauer abgehandelten Degenerationszustand. Die Keratohyalinkörnchen, die wir in der gewöhnlichen Epidermis und den Übergangszuständen als kleine Granula kennen lernten, treten uns hier als mächtige, von den gröberen Zügen des Plasmas umschlossene, kuglige Gebilde (*G*) entgegen, die sich

mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz färben und in ihrem Inneren hellere Körnchen umschließen. In diesen vielfach eckig begrenzten Gebilden vermute ich eiweißartige Krystalloide. Die Kerne dieser Zellen sind chromatinarm, stark geschrumpft, wie zerknittert, und liegen in großen Vacuolen (*V*). Besser als auf Längsschnitten treten auf Querschnitten durch dieses Niveau die Grenzen der Zellen hervor, vor allem in den seitlichen Teilen des Haftlappens (Fig. 40, Taf. 36), wo die Haftbüschel weniger mächtig und die Zellen kleiner sind. Auch auf diesen Schnitten finden wir das gleiche Verhalten des Cytoplasmas, der Kerne und Granulationen wieder.

Den äußeren Häutungszellen schließt sich nach außen die Lage der lockeren Hornschicht (*lH*, Textfig. F u. Fig. 39, Taf. 36) an, ziemlich stark abgeplattete, wenig verhornte Zellen, mit hellem Plasma und schwach färbbaren Kernen. Sie sind durch schmale Zellücken voneinander getrennt. Auf sie folgt, bald mehr bald minder scharf abgesetzt, die feste Hornschicht (*kH*), auf deren Oberfläche die Haftbüschel der alten Epidermisgeneration stehen. —

Charakteristisch für die Epidermis der Haftlappen ist die bedeutende Größe der Häutungszellen, die damit zusammenhängende Mächtigkeit der aus den Plasmafasern hervorgehenden Horngebilde und der geringe Grad der Verhornung der übrigen Schichten, der sich in den dünnen Zellwänden der in Bildung begriffenen und der lockeren Hornschicht und in der geringen Mächtigkeit der kompakten Hornschicht äußert.

Ein Vergleich der Epidermis der Haftlappen mit der des Körpers im übrigen zeigt nach unseren Ausführungen, daß die Schichtenfolge an beiden Stellen durchaus die gleiche ist, daß es sich hier nur um eine quantitative Steigerung morphologischer Verhältnisse handelt, die der Epidermis als solcher überall eigentümlich sind. Viele für den Bau der Epidermis und ihrer Häutung im allgemeinen bedeutungsvolle Punkte springen bei der außergewöhnlichen Größe der histologischen Elemente des Haftlappenepithels besser hervor und erleichtern die richtige Deutung der dort schwieriger festzustellenden Bauverhältnisse. Wir haben diesen Vorteil schon bei der Darstellung der Struktur gewöhnlicher Epidermis ausgenutzt und heben als allgemein wichtig nur folgendes hervor. Die Ablösung der alten Epidermisgeneration kommt vornehmlich durch einen unter Keratohyalinbildung sich abspielenden Degenerationsprozeß der oberen Partie der äußeren Häutungszellen zustande; sie findet genau genommen nicht zwischen zwei Zellschichten, sondern in einer Zellen-



schicht statt. Die „Cuticularhaare“ spielen demnach keine Rolle bei der Häutung. Die freie Fläche der neuen Epidermisgeneration, das Oberhäutchen, geht aus den inneren Häutungszellen hervor, die durch das dichte Netz der verhornten Plasmafasern und die später erfolgende Abplattung einen guten Abschluß nach außen bilden. Die auf ihm stehenden Borsten bzw. Haftbüschel sind intercelluläre Bildungen, aus verhornten Plasmafasern entstanden, die im unteren Teil der äußeren Häutungszellen zu gesteigerter Entwicklung kamen. Diese Fasern dringen in das Oberhäutchen ein und stehen in Kontinuität mit seinen netzigen Plasmafasern.

### Sinnesorgane.

Die Hautsinnesorgane von *Uroplatus* schließen sich denen der Geckoniden enge an. Bei diesen wurden sie von CARTIER (1872) entdeckt, von LEYDIG (1876) bei einer Anzahl weiterer Formen festgestellt und von TODARO (1878) genauer untersucht. Ich habe die Verhältnisse bei *Phelsuma* und vornehmlich *Tarentola* geprüft und bin zu einem von TODARO'S Angaben abweichenden Befund gelangt (W. J. SCHMIDT, 1912 a). Die Untersuchung der Organe bei *Uroplatus* hat meine Auffassung vollkommen bestätigt und neue, nicht unwichtige Einzelheiten zutage gefördert. Ich benutze die Gelegenheit, um einige Geckoniden betreffende Angaben zu erweitern.

Die einfachste Methode, um sich über die Verbreitung und Anordnung der Sinnesorgane ein Urteil zu bilden, ist die Untersuchung der abgeworfenen lufttrockenen Epidermis; mittels dieses Verfahrens sind die Textfigg. G bis J gewonnen.

Auf der Rückenseite von *Uroplatus* (Textfig. G) finden sich die Sinnesorgane fast auf allen Höckern; nur die kleineren entbehren sie manchmal. Gewöhnlich treten sie in Einzahl auf, dem Hinterrand der Hautelemente genähert, selten zu 2, dann neben- oder hintereinander angeordnet, noch seltener zu 3—5 über die ganze Höckerschuppe zerstreut. Auf der Bauchseite sind die Sinnesorgane etwas spärlicher und kommen nur in Einzahl auf einem Hautelement vor; auch sehen die Organe der Bauchseite in der Flächenansicht kleiner aus. Am reichlichsten sind die Lippenschilder (Textfig. H) mit Sinnesorganen versehen, indem regelmäßig 3—5 solcher Gebilde am Hinterrand der Schilder in eine Linie geordnet sind. Auch die Schuppen in der Umgebung der Lippenschilder (Textfig. H) sind gut ausgestattet; die kleineren tragen 2, die größeren bis 6 Sinnesorgane. Die Organe in dieser Gegend zeichnen

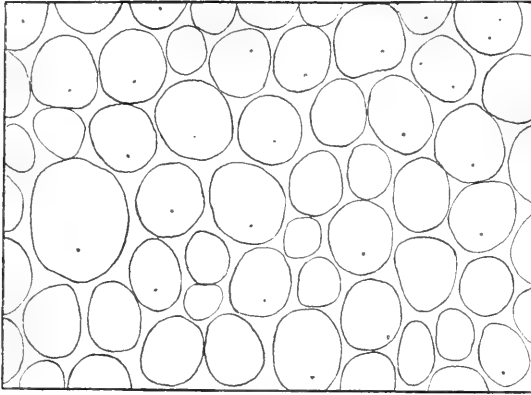


Fig. G.

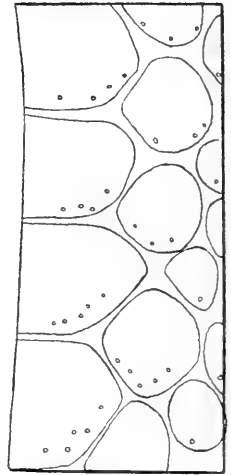


Fig. H.

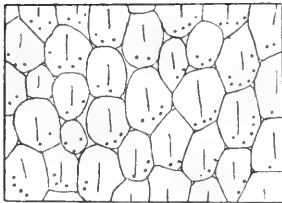


Fig. J.

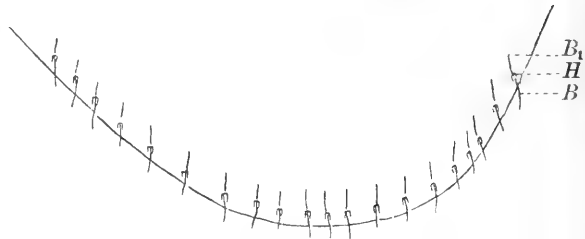


Fig. K.

Fig. G. *Uroplatus fimbriatus*. Abgeworfene Epidermis vom Rücken zur Demonstration der Verteilung der Sinnesorgane. 24:1.

Fig. H. *Uroplatus fimbriatus*. Abgeworfene Epidermis der Lippenschilder des rechten Unterkiefers zur Demonstration der Verteilung der Sinnesorgane. 24:1.

Fig. J. *Phelsuma dubium*. Abgeworfene Epidermis des Rückens zur Demonstration der Verteilung der Sinnesorgane. 24:1.

Fig. K. *Geckolepis polylepis*. Hinterrand einer Schuppe mit den Sinnesorganen. 62:1. *B* Borste. *H* Höhlung über dem Deckel des Sinnesorgans der abzuwerfenden Epidermisgeneration. *B<sub>1</sub>* Borste des neugebildeten Sinnesorgans.

sich durch ihre bedeutende Größe aus. Es ist bemerkenswert, daß die Organe bei diesen primitiven Hautelementen, bei denen von einer Verlagerung des Erhebungszentrums noch keine Rede sein kann, doch schon den Hinterrand der Höcker bevorzugen.

Dieses Verhalten zeigen auch die Geckoniden; Textfig. J gibt ein Stück der Rückenhaut von *Phelsuma dubium* wieder. Die Organe liegen hier meist in größerer Zahl, bis 6, am Hinterrand der leicht gekielten Höcker. Auf der Bauchseite nähern sie sich noch mehr

dem Hinterrand. Das hängt mit der zunehmenden Abplattung der Hautelemente zusammen und äußert sich am deutlichsten bei Formen mit ganz flachen Schindelschuppen wie *Teratoscincus* und *Geckolepis*.

Bei der letzteren Art (Textfig. K) treten die Organe ganz nahe an den Hinterrand heran und sind entsprechend der bedeutenden Größe der Schuppen in stattlicher Zahl, bis 20 und mehr vorhanden. Noch eine Lageeigentümlichkeit besitzen die Sinnesorgane so stark abgeplatteter Schuppen. Gewöhnlich liegt die obere Kante, der „Deckel“, des Sinnesorgans, durch einen Ringgraben von seiner Umgebung abgesetzt, im Niveau der übrigen Epidermis. Wie ich aber schon früher angegeben habe (W. J. SCHMIDT, 1911), ist der Deckel der Sinnesorgane bei *Geckolepis*, und ähnlich verhält es sich bei *Teratoscincus*, vertieft in die Epidermis eingelassen, so daß die sehr lange Deckelborste (*B*, Fig. 4, Taf. 33) wie aus einem Loch in der Oberfläche der Schuppe herausragt. Fig. 4 und 5 (Taf. 33) erläutern dieses Verhalten in der Aufsicht auf den Hinterrand und im Schnitt. Vor allem das letzte Bild zeigt, wie durch diese Einsenkung des Organs ein kurzer Kanal (*H*) zustandekommt, dessen Boden der Deckel (*D*) des Sinnesorgans bildet. Da dieser Kanal nicht senkrecht, sondern eher parallel zur Fläche der Schuppe verläuft, ist er bei der Aufsicht am nicht aufgehellten Totalpräparat nicht ganz zu verfolgen (*H*, Fig. 4, Taf. 33). Der geschilderte Zustand findet sich nur an den Schindelschuppen, nicht an den flachen Kieferschildern von *Geckolepis*: hier verhalten sich die Organe ebenso wie bei anderen Geckoniden.

Daß die Hautsinnesorgane bei *Geckolepis* — bei anderen Geckoniden ist es durch CARTIER (1872) nachgewiesen — auch auf den Haftlappen vorkommen, lernte ich an Schnitten durch die Zehen von Embryonen (s. Textfig. Q); sie stehen wie bei anderen platten Schuppen am Hinterrand. —

Schon bei *Tarentola* (W. J. SCHMIDT, 1912a) habe ich darauf hingewiesen, daß ich in einigen Fällen unter dem Sinnesorgan in der Cutis eine Anzahl Kerne beobachtete, die zum Sinnesorgan in irgendeiner Beziehung zu stehen schienen, eine Tatsache, die der von TODARO (1878) vertretenen Auffassung widerspricht, die Sinnesorgane seien rein epithelial, und sich mit CARTIER's (1872) Anschauung besser vereinigen läßt. Der letzte Autor nimmt an, daß sich eine Cutispapille in einen Kanal der Epidermis hineinerstrecke, die wahrscheinlich von Nerven versorgt würde. Auch TODARO (1878) hat die Cutispapille beobachtet, ohne ihr wesentlichen Anteil am Aufbau der Sinnesorgane zuzuerkennen.

Ich finde diese Beziehung der Cutis zum epithelialen Teile des Sinnesorgans bei *Uroplatus* überall. Es handelt sich um eine Gruppe von 5 bis mehr Kernen (*T*, Fig. 34 u. 35, Taf. 35); sie ist durch eine Umscheidung mit Bindegewebe (*bH*) gegen die Umgebung als ein längliches Gebilde abgesetzt, das nach Art einer Cutispapille gegen die Epidermis vordringt und ihren basalen Rand einbuchtet, mehr an den Organen der Kieferschilder (Fig. 35) als an denjenigen des übrigen Körpers (Fig. 34). Die zu den Kernen gehörigen Zelleiber sind anscheinend sehr zart und daher nur selten gut erhalten (Fig. 35); das homogene Cytoplasma ist im Vergleich zum Kern gering an Masse. Gewöhnlich sind die Kerne leicht schüsselförmig ausgehöhlt und so gelagert, daß die Höhlung der Schüsseln der Epidermis zugekehrt ist und die einzelnen Schüsseln ineinander geschachtelt sind. Die einzelnen Zellen sind durch dünne Bindegewebslamellen voneinander getrennt. Das ganze Gebilde erinnert stark an die Tastflecken der Batrachier. Den Zutritt von Nerven zu diesem Gebilde bestimmt nachzuweisen, ist mir nicht gelungen.

Über diesem, der Cutis angehörigen Teile des Sinnesorgans, getrennt von ihm durch die kollagene Grenzlamelle (*G*), liegt eine Gruppe von Zellen der basalen Schicht des Epithels, die sich als kurzer abgerundeter Kegel gegen die Umgebung absetzt und durch große, kuglige Kerne ausgezeichnet ist (*Sz*, Fig. 34, 35, Taf. 35). Meist sind drei solcher Zellen auf dem Schnitt sichtbar. An sehr guten Präparaten (Fig. 35) kann man feststellen, daß die Zellen durch sehr schmale Zellücken voneinander, durch breitere von den benachbarten Zellen geschieden sind; die Lücken sind von Brücken durchsetzt, die sich vor allem in den breiteren Interzellularräumen bemerkbar machen. Die geschilderten Zellen (*Sz*) sind von schlankeren Elementen seitlich eingefaßt (*Stz*), die sich von allen Seiten oben über den Zellkegel herüberneigen, ihn aber nicht vollkommen bedecken, sondern einen kleinen, mittleren Raum freilassen. Diese Elemente liegen in zwei- bis dreifacher Schicht übereinander, enthalten im basalen breiteren Teil den Kern und verschmälern sich nach oben stark. Auch sie sind dem Stratum Malpighii einzurechnen.

Über diesen Zellen — es handelt sich um die Epidermis kurz vor der Häutung — folgt nunmehr der in Bildung begriffene Deckel des Sinnesorgans (*D*<sub>1</sub>); er gehört der Schicht der inneren Häutungs-  
zellen (*uHz*, Fig. 34 u. 35, Taf. 35) an. Das geht einmal aus seiner Lage im Niveau der Haut hervor; die inneren Häutungs-  
zellen (*uHz*)

schließen sich seitlich an ihn an (s. vor allem Fig. 35); dann aber trägt der Deckel ohne Zwischenlagerung einer anderen Schicht, unmittelbar durch Intercellularbrücken mit ihm verbunden, die Epithelfaserborsten. Demnach bleibt im Sinnesorgan die Bildung der neuen Hornschicht gegenüber der Umgebung zurück (*H*, Fig. 34 u. 35, Taf. 35). Daß sie überhaupt entsteht (auf späteren Stadien!), ist nach dem Verhalten der abzuwerfenden Hornschicht nicht zweifelhaft (s. u.). Der Deckel besteht aus zwei Zellen, die zu einer kreisförmigen Platte zusammengelegt sind, deren Mitte nach außen vorgewölbt ist. Diese durch die darunter gelegenen Zellen hervorgerufene Vorwölbung bedingt, daß der Deckel sich auf der Außenseite gegen seine Umgebung durch eine Ringfurche absetzt. Die Kerne der Zellen liegen in der Peripherie des Kreises. In der Mitte des Deckels befindet sich eine Öffnung. Ich habe diese Öffnung an allen untersuchten Sinnesorganen bei geeigneter Einstellung feststellen können. Nach ihrem Auffinden habe ich die *Tarentola*-Präparate auf diesen Punkt hin nachgeprüft, aber ohne diese Durchbohrung des Deckels finden zu können. Der Deckel legt sich den den Zellenkegel umschließenden Zellen (*Stz*) unmittelbar an, und seine Öffnung (*C*, Fig. 35, Taf. 35) bildet den engen Eingang in den kleinen, von ihnen ungrenzten Raum.

Die Epithelfaserborsten der äußeren Häutungszellen (*oHz*, Fig. 34 u. 35, Taf. 35) gelangen auf dem Deckel zu stärkerer Ausbildung. Die äußeren Häutungszellen sind an dieser Stelle vergrößert, zeigen aber denselben Charakter wie die benachbarten Zellen: in ihrem basalen Teil entwickeln sich die Epithelfaserborsten, in ihrem oberen Abschnitt liegen die Kerne (*K*) in dem an Keratohyalin reichen Cytoplasma, das dem Degenerationsprozeß verfällt. Die Zellgrenzen der oberen Häutungszellen über dem Deckel sind nur selten (*W*, Fig. 34, Taf. 35) kenntlich. Die Borsten (*B*<sub>1</sub>) des Deckels von *Uroplatus* unterscheiden sich von den bei Geckoniden bekannten Deckelborsten dadurch, daß sie nicht zu wenigen, starken Bündeln verschmelzen, sondern in eine große Anzahl von Borsten mäßiger Länge gesondert bleiben, von denen die auf der Mitte des Deckels stehenden größten nach den Seiten allmählich in die Epithelfaserborsten gewöhnlicher Dimension übergehen. Die großen Borsten verjüngen sich merklich nach dem distalen Ende und setzen sich nach außen als eine feine Streifung in dem körnigen Cytoplasma weiter fort. Am proximalen Ende sitzen sie mit den blasser gefärbten Zellbrücken dem Deckel auf. Durch jede Zellbrücke geht demnach eine Anzahl von Plasmafasern hin-

durch. Die Durchbohrung des Deckels (*c*) bedingt natürlich eine Unterbrechung im Borstenbesatz (Fig. 35, Taf. 35), so daß der von den darunter gelegenen Zellen umschlossene kleine, freie Raum wie durch einen Kanal mit dem Cytoplasma der oberen Häutungszellen in Verbindung steht.

Die lockere Hornschicht (*lH*, Fig. 34 u. 35, Taf. 35), die an der Epidermis im übrigen eine beträchtliche Dicke aufweist, verdünnt sich über dem Deckel des Sinnesorgans sehr stark und plötzlich, was mit ihrem gänzlichen Fehlen bei dem in Bildung begriffenen Sinnesorgan der neuen Epidermisgeneration auf dem vorliegenden Entwicklungszustand in Einklang steht (s. o.). Das gleiche gilt von der festen Hornschicht (*kH*, Fig. 34, Taf. 35), deren äußerste Lage die Borsten (*B*) trägt. Auch sie verjüngt sich im Deckelanteil (*D*).

Außer den Sinnesorganen von *Uroplatus* untersuchte ich die von *Geckolepis*; ich konnte hier nicht soweit in die Einzelheiten des Baues eindringen; aber was ich sah, läßt wesentliche Übereinstimmung mit den bisher geprüften Formen erkennen. Gerade im Gegensatz zu *Uroplatus* trägt der Deckel des Sinnesorgans von *Geckolepis* eine einzige, außergewöhnlich lange Borste, die über den Hinterrand der Schuppe ein wenig hervorragt (*B*, Textfig. K u. Fig. 4 u. 5, Taf. 33). Schon am Totalpräparat konnte ich feststellen, daß die Borsten für die Sinnesorgane der kommenden Generation schon durchschimmerten (*B*<sub>1</sub>, Textfig. K). Schnitte ergaben das in Fig. 36 (Taf. 35) dargestellte Bild. Die feste Hornschicht mit dem Borstenbesatz und der ausgeprägten Eintiefung des Deckels ist abgesprungen. Die lockere Hornschicht (*lH*) ist im Bereich der Schuppe gewöhnlich gegen die nach innen folgenden äußeren Häutungszellen (*oHz*) scharf abgesetzt; nur am Schuppenrand geht sie in große blasige Zellen über, in denen die Kerne noch gut erhalten sind. Wie anderswo sind auch hier die äußeren Häutungszellen (*oHz*) durch den geringen Grad der Verhornung und die Keratohyalinbildung ausgezeichnet. Am Schuppenrand erreichen sie bedeutende Länge und sind durch dünne verhornte Wände deutlich voneinander abgegrenzt. Die riesige Höhe der Zellen bedingt die entsprechende Dimension und Form der in ihnen gebildeten Epithelfaserborsten. Die einzige, wahrscheinlich auch nur in einer Zelle gebildete Borste (*B*<sub>1</sub>) zeigt eine feine Längsstreifung, die ihre Zusammensetzung aus dünneren Fibrillen, Plasmafasern, verrät. Die inneren Häutungszellen (*uHz*) sind nicht gut gegeneinander abgegrenzt, und diejenigen, welche mit der borstenbildenden Zelle korrespondieren, sind gegen ihre Um-

gebung vertieft, eine Einrichtung, die beim fertigen Organ die Niveaudifferenz zwischen Deckel und Umgebung hervorruft. Von dem Zellenkegel des Stratum Malpighii ist nur die Kerngruppe als ganze kenntlich; hier haben die Kerne meist schlanke Form wahrscheinlich im Zusammenhang mit der starken Abplattung der Schuppe, die auch das Stratum Malpighii zu einer dünnen Zellage zusammenpreßt. Ebenfalls bei *Geckolepis* finden sich in der Cutis (*K*) Kerne (*T*), die zum Sinnesorgan in Beziehung stehen.

Die Deutung der einzelnen Teile der Sinnesorgane von *Uroplatus* und den übrigen Formen (*Tarentola*, *Phelsuma*, *Geckolepis*) ist nicht leicht. Die Frage, ob die sensiblen Zellen in dem der Cutis angehörigen Teil des Sinnesorgans zu suchen sind oder in dem epidermoidalen oder gar in beiden, kann einstweilen nicht mit Gewißheit entschieden werden. Sie soll im allgemeinen Teil, der diese „Studien“ beschließen wird, nach einer Verarbeitung des gesamten Materials diskutiert werden. Hier sei nur auf die große Ähnlichkeit hingewiesen, die der epidermoidale Anteil der Sinnesorgane mit den Hautsinnesorganen der Amphibienlarven (und einiger erwachsener Formen) aufweist. Ich halte mich bei der Durchführung dieses Vergleiches an die Abbildungen und Darstellung von K. C. SCHNEIDER (1902, p. 772 u. f.).

Die Sinnesknospen der Salamanderlarve (*Salamandra maculosa*) sind plump konische Gebilde von der Höhe der Epidermis. Sie bestehen aus zweierlei Zellen, Sinneszellen und Stützzellen. Die Sinneszellen nehmen das Zentrum der Knospe ein, endigen basal abgerundet, distal in einem schmalen abgestutzten Kegel, dem ein Sinnesstab aufsitzt. Diese Stäbe liegen in der Außenfläche der Haut von einer Kappe von Gallerte eingehüllt, die die Stützzellen abgesondert haben. Die Sinneszellen sind durch sehr schmale Interzellularlücken und zarte Brücken verbunden. Die Stützzellen hüllen die Sinneszellen allseitig ein. Ihre länglichen Kerne liegen dicht an der Cutis. Der über dem Kern gelegene Zelleib ist schmal und verläuft bei den äußeren Zellen schräg, fast unter einem Winkel von 60° geneigt, an den einwärts gelegenen entsprechend steiler; in den deutlichen Interzellularlücken sind an günstigen Stellen Brücken zu unterscheiden. Mittels der GOLGI-Methode läßt sich ein aus dem Corium in die Knospe eintretender Nervenstrang nachweisen. Seine Verästelungen umspinnen die Sinneszellen und endigen mit leichten Anschwellungen.

Auch bei *Uroplatus* finden wir eine stumpfkegelige Gruppe

mittlerer Zellen (Sz, Fig. 35, Taf. 35), die, den Sinneszellen vergleichbar, von schlanken Zellen mit basal gelegenen Kern (*Stz*) umhüllt sind; diese würden den Stützzellen entsprechen. Eine Differenzierung des distalen Endes der Sinneszellen ist nicht nachweisbar; vielleicht hängt das mit dem gerade vorliegenden Entwicklungszustand zusammen; bei *Tarentola* (W. J. SCHMIDT, 1912a, p. 235) habe ich Andeutungen solcher Verhältnisse gesehen. Was aber die epitheliale Bildung von *Uroplatus* und der Geckoniden überhaupt vom Sinnesorgan der Salamanderlarve wesentlich unterscheidet, ist, daß die Enden der Sinneszellen von *Uroplatus* nie die freie Fläche der Haut erreichen, nie also mit der Außenwelt in direkte Berührung kommen.

Darin nähern sie sich mehr den Sinnesknospen in der Haut des erwachsenen *Triton cristatus* (vgl. MAURER, 1895) [der erwachsenen *Salamandra maculosa* fehlen die Hautsinnesknospen]. Diese sind von bedeutenderer Größe, und ihre Umgebung erscheint modifiziert. Die Knospe ist mit dem angrenzenden Epiderm in die Tiefe gesunken und ragt mit ihrer distalen Hälfte in eine flache Bucht („Follikel“) hinein. Für unseren Vergleich ist nun besonders wichtig, daß eine Epithelwucherung in dieser Bucht stattfindet, welche als „Knospenscheide“ eine Röhre bildet, auf deren Grund die Sinneszellen münden. Im Innern der Knospe sind die Sinneszellen, die von langen Stützzellen umhüllt werden, in größerer Zahl vorhanden. Würde die Wucherung der Scheidenzellen noch weiter fortschreiten, dann käme es zu einem Verschuß der Röhre und einer Absperrung der Sinneszellen von der Außenwelt. Bei *Uroplatus* haben wir nun in dieser Hinsicht einen sehr bemerkenswerten Zustand: bei dem in Bildung begriffenen Sinnesorgan ist der Deckel durchbohrt, und somit kämen die Sinneszellen mit der Außenwelt in Berührung, wenn jetzt schon die alte Epidermisgeneration abgeworfen würde. Späterhin aber verschließt sich die Öffnung des Deckels; bei dem Deckel der fertigen Epidermisgeneration ist ja keine Durchbohrung im Deckel nachweisbar, nicht einmal die Stellung der Borsten verrät ihren früheren Platz, und bei *Tarentola* scheint der Deckel überhaupt ohne Durchlochung angelegt zu werden. Die Veränderungen im Bau des Sinnesorgans hängen bei den Urodelen mit der zunehmenden Vielschichtigkeit der Epidermis während der Entwicklung der Larve bis zum Erwachsenen zusammen. Bei den Reptilien hat die Epidermis beim Ausschlüpfen aus dem Ei oder bei der Geburt schon den für das erwachsene Tier charakteristischen



Zustand erlangt; es wäre von Wichtigkeit, das Verhalten der Sinnesorgane in ihren frühesten Entwicklungsstadien zu kennen, zu einer Zeit, da die Epidermis nicht mehr Lagen aufweist als bei den Urodelenlarven.

#### 4. Bindegewebiger Teil der Haut.

##### Schichtenfolge.

Wie bei anderen Sauriern lassen sich auch bei *Uroplatus* im bindegewebigen Teil der Haut Cutis und subcutane Schicht unterscheiden.

Die Cutis entbehrt jeglicher Verknöcherungen. Sie zerfällt wie anderswo in eine untere Lage aus derben Fasern, das straffe Corium, und eine feinfaserige obere, „subepidermoidale“ Schicht. Die Zusammensetzung des straffen Coriums aus Faserlagen mit abwechselnd gekreuztem Verlauf läßt sich dort deutlich erkennen, wo das straffe Corium bedeutende Mächtigkeit erlangt, wie in den seitlichen Teilen des Schwanzes oder in der Hautfalte; hier (Fig. 31, Taf. 35, *K*) begegnet man auf Schnitten abwechselnd quer und längs getroffenen Faserschichten. Ist das straffe Corium weniger gut entwickelt, wie in der Haut des Rückens und Bauches, so tritt die regelmäßige Schichtung der Fasern und auch die gute Abgrenzung von Cutis und subepidermoidaler Schicht zurück (Fig. 29, Taf. 35). Senkrecht „aufsteigende Fasern“ durchbohren die wagrechten Lagen des straffen Coriums (*S*, Fig. 29 u. 31, Taf. 35); sie sind ebenfalls da am leichtesten nachweisbar, wo das straffe Corium am dicksten ist. Gewöhnlich kommen sie durch Aufbiegen einzelner Fasern der horizontalen Lagen zustande; wir werden aber noch einen anderen Ursprung dieser charakteristischen Elemente kennen lernen.

Die aufsteigenden Fasern beteiligen sich an den erwähnten Stellen in hohem Grade am Aufbau der subepidermoidalen Schicht (*Sep*, Fig. 31, Taf. 35). Beim Eintritt in diese Lage verästeln sie sich und gehen schließlich in dem Netz von Bindegewebsfasern auf, das die Guanophoren umspinnt. Damit ist eine ziemlich gute Scheidung von straffem Corium und subepidermoidaler Schicht gegeben. Der Übergang zwischen beiden Zonen wird verwischt, wenn die zarteren Fasern der subepidermoidalen Schicht durch Aufspaltung der oberen wagrechten Lagen des straffen Coriums hervorgehen; das trifft für den größten Teil der Haut

zu (Fig. 29, Taf. 35). Mehr nach der einen oder anderen Art entstanden, stellt sich die subepidermoidale Schicht netzartig dar. Bleibt das Guanin in den Schnitten erhalten (Fig. 30, Taf. 35, *Sep*), so werden die feinen Fibrillen des Netzes von ihm fast völlig verdeckt; wird es zerstört, so tritt das Netz uns in voller Ausdehnung entgegen. Es schließt gegen die Epidermis mit der kollagenen Grenzlamelle ab (*G*, Fig. 31, Taf. 35), in welche die Maschen des Netzes übergehen. Die Epidermis-Cutisverbindung wurde schon früher besprochen (s. S. 399). Zweifellos durchbohren die Ausläufer der Melanophoren stellenweise die kollagene Grenzlamelle, da es sonst unverständlich bleibt, wie Pigment in die Epidermis kommt.

Den Abschluß der Haut gegen ihre Unterlage und gleichzeitig die Verbindung beider bildet die subcutane Schicht (*Sk*, Fig. 29, Taf. 35). Wie ich schon verschiedentlich feststellte (W. J. SCHMIDT, 1911, 1912a), besteht sie — abgesehen von den Zellen — wesentlich aus zweierlei histologischen Elementen, Fasern (kollagenen und elastischen) und einer Zwischenmasse, die sich mit Pikrinsäure gelblich färbt. Die Zwischenmasse machte hier den Eindruck einer körnig-wabigen Substanz. Einzelheiten konnte ich an ihr nicht mit Sicherheit erkennen.

Was den Anteil der einzelnen Schichten am Aufbau der Hautelemente angeht, so ist folgendes zu bemerken. Zu den Höckern der Hautfalte am Kinn liefert den größten Teil der Erhebung die subepidermoidale Schicht: das straffe Corium hält fast gleichmäßige Dicke ein und zeigt nur durch einen ganz leichten welligen Verlauf seine Anpassung an die Erhebungen an; die subepidermoidale Schicht dagegen ist nur unter dem Höcker mächtig entwickelt und verschwindet unter der Furche zwischen zwei Höckern fast vollständig. In den Höckern der Rücken- und Bauchseite beteiligt sich das straffe Corium schon mehr an der Erhebung des Hautelements in den Furchen. Noch größeren Anteil hat das straffe Corium am Aufbau der Tuberkel (s. S. 382) an der Schwanzwurzel.

Eine besondere Besprechung erheischen die Hautfalte und die verbreiterten Seitenteile des Schwanzes. Textfig. D (S. 381) gibt einen Schnitt durch die Hautfalte am Rumpf in der Querrichtung des Körpers. Vor allem charakteristisch ist, daß die subcutane Schicht (*Sk*) sich an der Bildung der Falte nicht beteiligt; sie läuft geradlinig unter der Falte her. Die über ihr liegenden Schichten der Haut heben sich beim Übergang in die Falte von ihr ab, und so entsteht ein im Schnitt annähernd drei-

eckiger Raum, der sich in die Falte hinein mit einer dünnen, langsam sich verjüngenden Partie fortsetzt. Der dreieckige Raum ist von Fettgewebe (*A*) erfüllt, zwischen dessen Zellen kollagene Fasern verlaufen. Nach der eigentlichen Falte zu schwinden allmählich die großen Fettzellen, und die kollagenen Fasern nehmen an Masse zu, um ausschließlich innerhalb der Falte selbst ein lockeres, netzartiges, von Gefäßen durchzogenes Füllgewebe (*F*) zu bilden, das die beiden Blätter der Falte, das dorsale und ventrale, miteinander verbindet. Die Beschaffenheit der Falte erinnert somit nicht wenig an die zusammengesetzten Hautelemente von *Tarentola* (W. J. SCHMIDT, 1912a): unter ihnen gibt die Haut den Zusammenhang mit der Subcutis auf, und die dadurch hervorgerufene Lücke ist von Fettgewebe erfüllt. Diesen zusammengesetzten Hautelementen schließen sich noch enger die kleinen Hautlappchen aus der Ohrgegend von *Uroplatus* an: auch bei ihnen beteiligt sich die Subcutis nicht an der Faltenbildung, und in dem Füllgewebe treten hier ebenfalls Gruppen von Fettzellen auf. Ähnlich verhält es sich auch bei den kleinen Lappchen an der Schwanzbasis. So könnte man an die Möglichkeit denken, daß die laterale Hautfalte von solchen zusammengesetzten, in eine Reihe geordneten Hautelementen ihren Ursprung nahm. Dem widerspricht, daß am regenerierten Schwanz von *Uroplatus* die Zähnelung fehlt, was wohl als ursprüngliches Verhalten zu gelten hätte (WERNER, 1896: *Ptychozoon*), wenn es nicht als Anpassung an die fehlende metamere Gliederung des regenerierten Schwanzes betrachtet werden muß. Auch die Geckoniden zeigen die Tendenz, seitliche Hautfalten zu entwickeln (SOKOLOWSKY, 1899).

Der verbreiterte, seitliche Teil des Schwanzes stellt gewissermaßen die Fortsetzung der Hautfalte vom Rumpf dar. Bei seiner bedeutenden Dicke treten die oben charakterisierten Verhältnisse noch schärfer hervor. Die Subcutis bleibt in Kontakt mit der Muskulatur, die den zentralen Teil des Schwanzes einnimmt; nur die über ihr liegenden Schichten nehmen Teil an der Bildung des Hautsaumes. Zwischen den beiden Blättern der Haut findet sich Füllgewebe (*F*, Textfig. L.). Besonders bemerkenswert ist im normalen (nicht im regenerierten) Schwanz einmal das reichliche Vorkommen von „Bläschenzellen“ (*Bz*) im Füllgewebe, die unten genauer abgehandelt werden sollen, ferner die Beziehungen der aufsteigenden Fasern zum Füllgewebe. Die aufsteigenden Fasern (*S*) treten im straffen Corium in Form dicker Bündel auf, die aus ziemlich groben Fasern bestehen. Diese Bündel (*S*) spalten sich

an der Grenze von Corium (*strK*) und Füllgewebe (*F*) in feine Fibrillen auf, die, etwas auseinander strahlend, weite Strecken ins Füllgewebe hinein verfolgbar bleiben. Zum Teil scheinen sie sogar

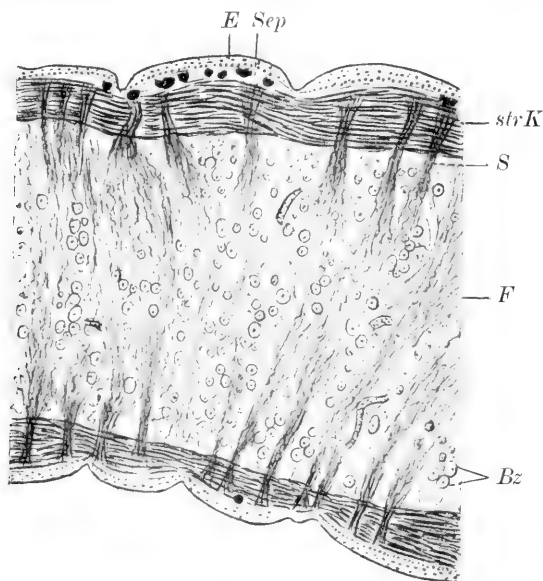


Fig. L.

*Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch den Seitenteil des Schwanzes in transversaler Richtung. 62:1.

*E* Epidermis. *Sep* subepidermoidale Schicht. *strK* straffes Corium. *S* aufsteigende Stränge des straffen Coriums mit ihren Fortsetzungen im subcutanen Füllgewebe *F*. *Bz* Bläschenzellen.

in die Bündel des Blattes der anderen Seite überzugehen; zum anderen Teil aber lösen sie sich allmählich im Netzwerk des Füllgewebes auf. Hier kommen also die aufsteigenden Fasern größtenteils nicht durch Abzweigung von Fasern der wagerechten Lagen des straffen Coriums zustande — wie vorwiegend in der übrigen Haut —, sondern sie bilden die Fortsetzung von Fasern des Füllgewebes.

Ob dieses Füllgewebe eine Diffe-

renzierung der Subcutis oder der unteren Partie des straffen Coriums ist, läßt sich nicht mit Gewißheit entscheiden; ich möchte mich eher für die erste Möglichkeit äußern, da die untere Grenze des straffen Coriums scharf erhalten bleibt, die Subcutis dagegen weniger gut gegen das Füllgewebe abgesetzt ist.

#### Elastische Elemente.

Überall in der Haut finden sich elastische Fasern, am besten dort entwickelt, wo das straffe Corium große Mächtigkeit erreicht, wie in der Hautfalte am Kinn (Fig. 46 u. 47, Taf. 36). In ziemlich regelmäßigen Abständen durchbohren Bündelchen elastischer Fasern senkrecht die Lagen des straffen Coriums (*K*), wobei sie sich in ihrem Verlauf den aufsteigenden Fasern anschließen. Nur

selten entsenden sie innerhalb des straffen Coriums Seitenzweige. Beim Eintritt in die subepidermoidale Schicht (*Sep*) weichen die Fasern eines Bündelchens auseinander und strahlen sich verästelnd mit den Verzweigungen der aufsteigenden Stränge gegen die Epidermis (*E*) aus. Sie endigen unterhalb der Grenzlamelle, in welcher ich keine elastischen Elemente nachweisen konnte. Am unteren Rande des straffen Coriums (*K*) begegnet man häufig elastischen Fasern, die seiner Grenze parallel laufen, ihn gleichsam einfassen. Diese Fasern biegen zum Teil in die vorhin beschriebenen, senkrecht aufsteigenden um. So kommt es, daß der untere Rand des straffen Coriums im Schnitt wellenförmig eingeschnürt ist. Vielfach aber dringen die elastischen Fasern der aufsteigenden Stränge in das Füllgewebe (*F*) ein (Fig. 47, Taf. 36) und lassen sich hier als kräftige Bündel elastischer Fibrillen weit verfolgen. Zum Teil scheinen solche Bündel die beiden Lamellen der Hautfalte unmittelbar zu verbinden, ähnlich den aufsteigenden kollagenen Bündeln im Schwanz. Das Füllgewebe selbst ist sehr reichlich mit elastischen Elementen versorgt, die sich nach allen Richtungen durchkreuzen und die zahlreichen Gefäße umspinnen.

Dort, wo das straffe Corium geringere Dicke hat, wie in der Haut des Bauches und Rückens, sind die elastischen Elemente spärlicher. Auch hier finden sich die aufsteigenden elastischen Fasern und die girlandenartige Gürtung der Haut. Am reichlichsten und dicksten sind die elastischen Elemente noch in der Subcutis, wo man zahlreichen längs- und quergetroffenen Fasern begegnet.

Der gesamte Bau des bindegewebigen Teiles der Reptilienhaut erinnert durch die Schichtung horizontaler Lagen, die mittels der aufsteigenden Stränge zusammengehalten werden, nicht wenig an eine Polsterung oder an eine Steppdecke, deren verschiedene Lagen durch vereinzelte Stiche zu einem Ganzen vereint werden. In beiden Fällen wird die Verschiebbarkeit der einzelnen Lagen gegeneinander gehindert und die Festigkeit des Ganzen bedeutend erhöht.

### Einlagerungen.

Der verschiedenen, am Farbenkleid beteiligten Zellen, der Melanophoren, Phaeophoren und Guanophoren haben wir schon früher gedacht (s. S. 383 ff.). Sie liegen alle für gewöhnlich in der Subepidermis; nur in dem Füllgewebe des Schwanzes habe ich außerdem vereinzelte Melanophoren angetroffen.

Die auch bei anderen Eidechsen aufgefundenen Mastzellen

(W. J. SCHMIDT, 1910) konnte ich bei *Uroplatus* ebenfalls nachweisen. Zuerst kamen sie mir zu Gesicht am Totalpräparat der vom Guanin befreiten, mit DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbten Haut. Sie lagen meist in der Nähe der Blutgefäße, zu Gruppen von 2—3 vereint, und machten sich durch ihr leicht gekörntes, stark färbbares Plasma bemerklich (Fig. 24, Taf. 34). Auch im Füllgewebe des normalen Schwanzes konnte ich sie zwischen den Bläschenzellen feststellen.

Unter den Bläschenzellen verstehe ich jene in der Cutis vorkommenden, mehrfach in der Literatur (CARTIER, 1872, KERBERT, 1876, LEYDIG, 1876, TODARO, 1878, FRAISSE, 1885, W. J. SCHMIDT, 1911 u. 1912a) erwähnten Elemente, die auf den ersten Blick Fettzellen zu sein scheinen, bei genauerer Betrachtung sich aber in mehr als einem Punkte von diesen unterscheiden. Sie finden sich bei *Uroplatus* einmal massenhaft im Füllgewebe des primären — nicht des regenerierten — Schwanzes, dann stellenweise unter den Haftlappen in der subcutanen Schicht, die alsdann durch ihre Anwesenheit eine bedeutende Dicke erhält. An den beiden Stellen zeigen die Zellen etwas verschiedenes Verhalten, was mit der Fixierung zusammenhängen mag.

Die Cutis der Haftlappen besteht aus einer ziemlich dünnen Bindegewebsschicht, die eine Sonderung in subepidermoidale Schicht und straffes Corium nicht erkennen läßt. Auf sie folgt stellenweise die mächtige, etwa 320  $\mu$  dicke Lage der Bläschenzellen<sup>1)</sup>, unter ihr nochmals eine sehr dünne Lage von Bindegewebe, welche die Haut gegen das von TANDLER (1903) untersuchte Blutlacunensystem abschließt. Von dieser unteren Lamelle ziehen dünne Bindegewebswände durch die Masse der Bläschenzellen zur Cutis und sondern sie in einzelne Fächer.

Die Form der dicht aufeinander gepreßten Zellen wechselt etwas, doch ist der Umriß nie eckig, wie oft bei Fettzellen im Schnittpräparat, sondern immer gerundet. Ob die Zellen eine Membran besitzen, ist mir zweifelhaft geworden. Ich habe hier mehr den Eindruck gewonnen, als ob die Membran durch dünne, die Zellen umspinnende Bindegewebsslamellen vorgetäuscht würde. Sollte diese Annahme richtig sein, so handelt es sich um hautlose Zellen.

Die Zellen, die bei schwächeren Vergrößerungen einen ziemlich

---

1) Es handelt sich bei den Bläschenzellen keineswegs um das normale Fettgewebe, das auch in den Zehen von *Uroplatus* reichlich vorkommen kann.

gleichmäßigen Eindruck machen, weisen bei starken nicht unbeträchtliche Unterschiede auf. Zunächst zeigt das Plasma verschiedene Grade der Körnung, indem alle Übergänge zwischen einem fast homogenen Cytoplasma (Fig. 25, Taf. 34) und einem deutlich granulierten (Fig. 26, Taf. 34) vorkommen. Noch größer sind die Verschiedenheiten in Zahl, Größe, Form und Verhalten der Vacuolen. Manche Zellen besitzen nur eine oder zwei kleine Vacuolen (Fig. 25). Vielfach sind sie durch eine scharfe Färbung und stellenweise scheinbare Verdickung der Vacuolenwände ausgezeichnet; es handelt sich offenbar um Reste des Vacuoleninhaltes. Selten findet man den Vacuoleninhalt als kleine, den Hohlraum nicht ganz füllende Kugel in der Vacuole liegen. Auch diese Kügelchen färben sich intensiv mit Eisenhämatoxylin (nach Sublimatfixierung), und damit ist es ausgeschlossen, daß es sich um Fett handelt. Werden die Vacuolen größer, so ist nichts vom Inhalt mehr nachzuweisen. Die Vacuolen können eine solche Dimension erreichen, daß sie das Plasma bis auf einen geringen Rest um den Kern verdrängen. Statt einer einzigen Vacuole treten manchmal sehr viele kleinere auf, so daß das ganze Cytoplasma in ein grobes Wabenwerk verwandelt ist.

In dem Cytoplasma beobachtete ich einige Male bandartige gewundene Fasern, die bei Vergrößerung der Vacuole dem Hohlraum der Vacuole angeschmiegt liegen; diese Fasern färben sich sehr stark mit Eisenhämatoxylin. Liegen sie in der Ebene des Schnittes dem Rand der Vacuole dicht angepaßt, so kann man sie für den stark gefärbten Rand der Vacuole selbst halten (W. J. SCHMIDT, 1912, p. 220). Quergetroffen und vor allem bei stärkerer Knäuelung lassen sie keinen Zweifel über ihre morphologische Deutung zu. Die Bedeutung dieser Fäden muß ich dahingestellt lassen (Tonofibrillen?).

Der Kern der Zellen ist rundlich, solange die Vacuolisation mäßige Grenzen einhält, und umschließt kleine Chromatinkörnchen und einen Nucleolus.

Im Cytoplasma der Zellen, gewöhnlich nicht weit vom Kern entfernt, ließen sich fast regelmäßig zwei dicht beieinanderliegende, winzige, von Eisenhämatoxylin gefärbte Körnchen, ein Diplosom, nachweisen (Fig. 26 u. 27, Taf. 34), das manchmal dadurch leichter aufzufinden ist, daß es in einem ziemlich großen und deutlichen Hof (Fig. 28) oder in einer Ansammlung von Körnchen (Fig. 27) liegt.

Die Bläschenzellen im Schwanz boten durch ihre weniger gute Fixierung (Formol) und die größere Dicke der Schnitte nicht soviel Details dem Beobachter dar. Bemerkenswert ist die geringere

Vacuolisation und der mehr faserige Bau des Cytoplasmas. Das Diplosom selbst war nicht kenntlich; aber oft trat ein kugliges Gebilde, das einer Sphäre wohl homolog sein dürfte, im Plasma hervor.

Auch nach dieser weiteren und genaueren Untersuchung bleibt die Natur der Bläschenzellen immer noch zweifelhaft. Soviel läßt sich sagen: es sind Bindegewebszellen, die in Vacuolen gelegene Stoffe produzieren, die anfangs wenigstens nicht Fett sind. Mit zunehmender Vacuolisation nähern sie sich in ihrem Äußern immer mehr den Fettzellen, und die chemische Natur der produzierten Substanzen scheint sich zu ändern.

Ich habe eine Zeitlang geglaubt, diese Zellen vielleicht dem „vesiculären Stützgewebe“ (SCHAEFFER) einrechnen zu können. Einmal nämlich ist diese Gewebsart im Fuß des *Geckos* (*Ptyodactylus lobatus*), allerdings nicht unter den Haftlappen, sondern unter der dorsalen Cutis, von TANDLER (1903) gefunden worden, wo es eine flache Stützplatte zu den Seiten der Endphalange bildet. Der genannte Autor sagt: „Das Gewebe besteht fast ausschliesslich aus grossen, glashellen blasenförmigen Zellen, zwischen welchen nur spärliche Bündel von fibrösem Gewebe hindurchziehen. Am nach VAN GIESON gefärbten Schnitt gibt das vesikulöse Stützgewebe ein sehr kontrastreiches Bild, da sich das Protoplasma der zelligen Elemente gelb, die Zellgrenzen tief rot färben. . . . Allmählich geht dieses Gewebe in das knorpelige, proximale Phalangenende über.“ SCHAEFFER (1901) charakterisiert eine Modifikation des vesiculären Stützgewebes (periaxiales Stützgewebe) nach Untersuchungen am Schwanzknorpel von *Ammocoetes* und *Petromyzon* als membranlose, hyaline, fetthaltige Zellen, zwischen denen ein membranös faseriges Zwischengewebe auftritt. Trotz mancher Übereinstimmung mit den Bläschenzellen glaube ich doch von ihrer Identifizierung mit dem vesiculösen Stützgewebe absehen zu müssen, weil dieses immer in einer Beziehung zum Knorpel steht, dessen Vorkommen an den Stellen, wo die Bläschenzellen auftreten, in keiner Weise erwiesen ist.

## 5. Entwicklungsgeschichtliches.

### Haftlappen von *Geckolepis*.

Über die embryonale Entwicklung der Haftlappen der Geckoniden liegen Mitteilungen von BRAUN, HAASE und KUNITZKY vor. M. BRAUN (1877) fand bei *Platydictylus facetanus* (= *Tarentola*



*mauritana*), daß Embryonen von 13 mm Länge (vom Scheitel bis zum After gemessen) noch keine Differenzierung der Epidermis an den Zehen aufweisen; auf dem Rücken dagegen ist die erste Anlage der Höcker als papillenförmige Erhebung der Cutis ausgebildet. Wie an anderen Körperstellen besteht das Epithel der Zehen aus einer basalen Cylinderzellenlage und einer Schicht ganz platter, zu einer Membran vereinten, verhornten Zellen. Ein Embryo von 17 mm ließ die Haftlappen schon mit der Lupe als quer über die Unterseite der Zehen verlaufende Wülste erkennen. Sie erwiesen sich auf Schnitten als wallartige Leisten der Cutis, über welche die Oberhaut hinwegzieht. Die Cutiszellen waren unmittelbar unter der Oberhaut dicht, epithelartig angeordnet, nach innen zu lockerer. Die Epidermis dieses Stadiums zeigt auf derjenigen Seite der Haftlappen, die der Schuppenunterseite entspricht, dieselbe Schichtung der Zellen wie im vorigen Stadium, während auf der anderen Fläche unter der äußeren Hornlage noch abgeplattete kernhaltige Zellen liegen. Bei einem kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryo sind die Cutiserhebungen zu dünnen Blättern ausgebildet und so stark nach der Spitze der Zehe geneigt, daß sie sich zum Teil decken. Die dichtere Lage der Cutiszellen hat sich in Pigmentzellen umgewandelt, die teilweise in das Rete Malpighii einwandern. Die Epidermis besteht hier aus drei Lagen, zu innerst großen Cylinderzellen, dann einer Lage Kerne, um welche die Zellbegrenzung mit Sicherheit nicht festzustellen ist, weiter nach außen einer mittleren Schicht platter, kernhaltiger Zellen und schließlich zu äußerst einer völlig verhornten Membran, deren oberste Lage die im ersten Stadium beobachteten abgeplatteten Zellen sind; sie haben ihre Kerne verloren und sind völlig in die Hornschicht aufgegangen. Der Gegensatz der beiden Flächen der Haftlappen ist hier noch stärker ausgesprochen. Da nun bei jungen Geckonen die Haftborsten ausgebildet sind und die tote embryonale Hornschicht nicht fähig ist, sie zu bilden, schließt BRAUN, die Entwicklung der Haftlappen müsse sich im Innern der Epidermis vollziehen vor einer Häutung, die entweder kurz vor oder nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei eintritt. In der Cutis des letzten Stadiums beobachtete BRAUN ein halb faseriges, halb aus Spindelzellen bestehendes Gewebe, von dem Äste an die Umbiegungsstellen der einzelnen Blätter treten; er läßt unentschieden, ob es sich um glatte Muskelfasern oder Bindegewebe handelt.

HAASE (1900) gelang es, bei *Hemidactylus mabouia* die Anlage der Häutungszellen in der embryonalen Epidermis zu beobachten. 13 mm

lange Embryonen zeigten schon deutlich entwickelte Lappen auf der Unterseite der Zehen — die Epidermis des Zehenrückens ist noch vollkommen indifferent —, von denen die der Zehenspitze genäherten in der Entwicklung voraus sind und sich stärker distalwärts geneigt erwiesen. Ober- und Unterseite dieser Papillen unterscheiden sich durch die bedeutendere Größe der Zellen der oberen Seite; sie sind beide zweischichtig, aus Cylinderzellen und Epitrichialschicht bestehend. An der Übergangsstelle zwischen zwei Papillen ordnen sich die Cutiszellen zu faserigen Gewebssträngen, die in der Richtung nach der Zehenbasis verlaufen und sich mit einem gleichen, parallel der Fußsohle verlaufenden Strang vereinigen.

Es handelt sich nach HAASE um die Anlage eines glatten Muskels. TANDLER (1903) hat aber sehr wahrscheinlich gemacht, daß der Strang die Anlage der Sehne des oberflächlichen Fingerbeugers (*Musculus flexor digitorum sublimis*) darstellt. Beim Erwachsenen (*Platydictylus annularis*) spaltet sich dieser zwischen der zweiten und dritten Phalange in zwei Muskelzüge, die links und rechts von der Mittelebene der Zehe verlaufen, in der Endpartie sehnig werden und mehr lateral ziehen. Entsprechend einer jeden zwischen zwei Haftplättchen gelegenen Vertiefung löst sich ein Sehnenbündel von beiden Zügen los und zieht schief nach vorn und unten zur Haut. Hier endigt jedes Faszikel derart, daß seine mittlere Partie in der tiefsten Stelle des Einschnittes inseriert, während seine Randpartien in die beiden proximal und distal benachbarten Haftlappchen ziehen und in der Cutis enden. Der *Musculus flexor digitorum sublimis* hat demnach in diesem Abschnitt keine Verbindung mit dem Knochen und ist ein Hautmuskel.

Kehren wir nach dieser notwendigen Abschweifung zu HAASE's Befunden an *Hemidactylus*-Embryonen zurück. Auf dem nächsten Stadium (15 und 18 mm) erreichten die Papillen allmählich die Gestalt der ausgewachsenen Lappen. Immer deutlicher trat der Gegensatz zwischen ihren beiden Flächen hervor, sowohl in Hinsicht auf Ausdehnung als auch Dicke der Oberhaut. Die Cutiszellen, die im vorigen Stadium unter der Epidermis epithelartig angeordnet erschienen, hatten sich in Pigmentzellen verwandelt. Die allererste Differenzierung der Häutungszellen von den übrigen der Epidermis konnte HAASE bei Embryonen nicht feststellen; es dürfte aber keinem Zweifel unterliegen, daß sie sich ebenso vollzieht wie beim Erwachsenen (s. S. 404). Auf dem Stadium von 19 mm Länge waren beide Reihen von Häutungszellen schon deutlich kenntlich; sie lagen

zwischen dem Stratum Malpighii und dem Stratum lucidum (= dem unteren Teil der Hornschicht). Zwischen den beiden Lagen zog sich ein heller Saum hin, der eine senkrechte Strichelung aufwies, das erste Stadium der sich entwickelnden „Kutikularbüschel“. Er nahm auf den folgenden Stadien von 20, 21, 21½ mm an Höhe zu, und die Strichelung wurde deutlicher. Späterhin hat HAASE die embryonale Entwicklung der Borsten nicht verfolgen können; seine weiteren Angaben über die Ausbildung der Büschel durch Vereinigung mehrerer Härchen stützen sich auf Beobachtungen bei der Häutung erwachsener Formen (*Hemidactylus platycephalus* und *Platydictylus muralis* [= *Tarentola mauritanica*]).

KUNITZKY (1903) konnte die ausgebildeten Haftborsten an Embryonen von *Ptychozoon homalocephalum* nachweisen. —

Eine Anzahl von *Geckolepis*-Embryonen, die ich der Güte des Herrn Prof. Dr. VOELTZKOW verdanke, ermöglichte mir, die vorstehenden Angaben bei einer, den bisher untersuchten Formen ganz fernstehenden nachzuprüfen. Zwar hatte ich ebensowenig wie die früheren Bearbeiter das Glück, eine geschlossene Entwicklungsreihe aus dem mir vorliegenden Material zusammenzustellen. Während ich nämlich die Anlage der Haftlappen selbst in ihren ersten Anfängen beobachten konnte, fehlen mir die ersten Zustände der Entwicklung der Haftborsten. Leider kann ich auch keine genauen Angaben über die Größe der Embryonen machen, da ihnen zum Teil die Köpfe fehlten, und ich muß mich in dieser Richtung darauf beschränken, die verschiedenen Stadien nach steigender Größe mit I—IV zu bezeichnen; das Stadium I mißt ungefähr 10 mm (Scheitel-Afterlänge), das Stadium IV 25 mm (Schnauzenspitze-Afterlänge). Die Stadien I und II waren mit Chromsäure fixiert; über die Fixation der übrigen weiß ich nichts.

Auf dem Stadium I ist noch nichts von einer Anlage der Haftlappen sichtbar. Das Epithel der Unterseite zieht geradlinig hin und unterscheidet sich in keiner Weise von dem der Oberseite (Textfig. Ma). Es besteht aus einer Lage basaler Zellen mit länglichen, zum Teil sehr schlanken Kernen, die mit ihren Längsachsen senkrecht zur Fläche der Haut gestellt sind und einer äußeren Lage von sehr stark abgeplatteten Zellen (Textfig. Ma). Es liegen also dieselben Verhältnisse vor, wie BRAUN und HAASE sie auf den von ihnen untersuchten, jüngsten Zuständen feststellten. Unter dem Epithel folgt eine etwas dichtere Anhäufung der mesodermalen Kerne, die zum Teil in mitotischer Vermehrung begriffen sind,

weiter nach innen eine sehr starke, strangförmige Anhäufung der Kerne, die Anlage der Sehne des *Musculus flexor digitorum sublimis* (*S*, Textfig. Ma u. b).

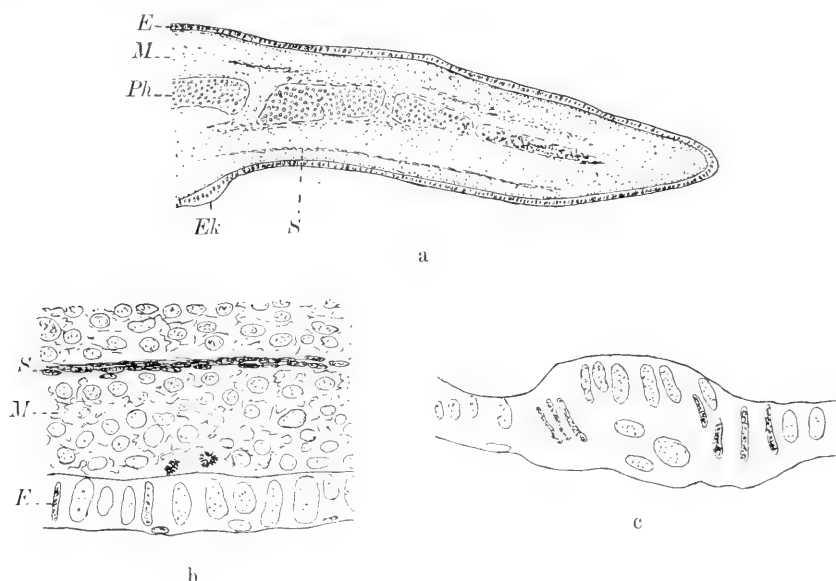


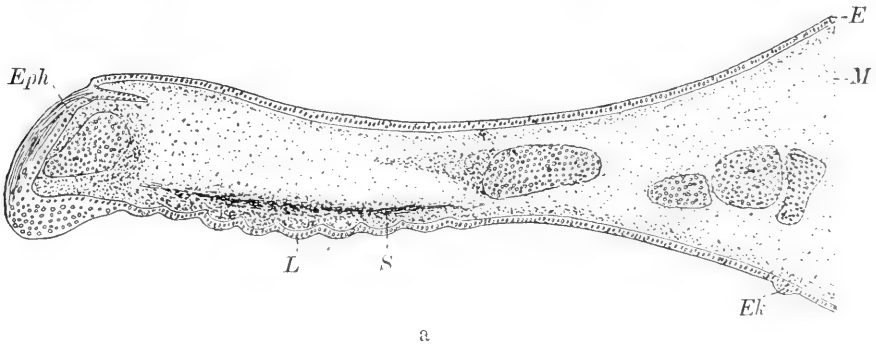
Fig. M.

*Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium I. a Längsschnitt durch eine Zehe. 62 : 1.  
b Ausschnitt von der Unterseite der Zehe, Gegend der späteren Haftlappen. 480 : 1.  
c Epithelknospe. 480 : 1.

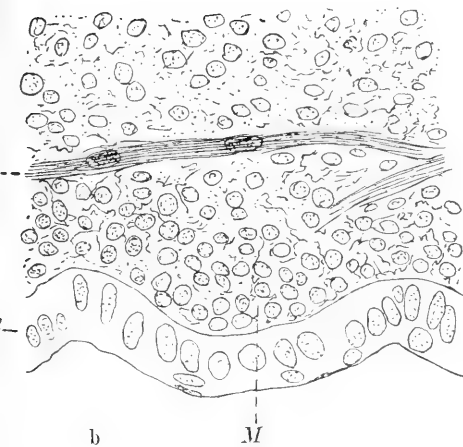
*E* Epithel. *M* Mesoderm. *Ph* Knorpelige Anlage der Phalangen. *Ek* Epithelknospe.  
*S* Anlage der Sehne des *Musculus flexor sublimis*.

Eine sehr eigentümliche Bildung des Epithels findet sich am Übergang des Fingers in den Handteller (*Ek*, Textfig. Ma); die Epidermis ist in Form eines sanften Hügels auf einer kurzen Strecke vorgewölbt; dabei kommt es zu einer Vermehrung der Schichten (Textfig. Mc). Da ich diese Epithelknospe an verschiedenen Fingern in gleicher Lage beobachtete und auch auf späteren Entwicklungsstufen wiederfand, handelt es sich ohne jeden Zweifel um ein normales Entwicklungsgeschehen. Die Knospe scheint nicht an allen Fingern vorzukommen, sondern nur am 3. und 4. Weil später aber diese Stellen von Schuppen bedeckt sind, muß es sich wohl um eine vorübergehende embryonale Bildung handeln. Es scheint mir nicht ganz ausgeschlossen, daß in den Epithelknospen die Homologa der Fingerschwielen der Amphibien vorliegen.

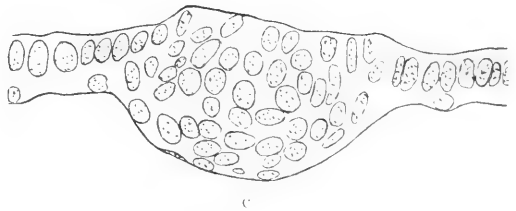
Sollte diese Deutung das Richtige treffen, dann würde eine sehr interessante phyletische Beziehung der Geckoniden zu den Amphibien festgestellt sein. Ehe ich mir aber ein abschließendes Urteil erlaube, sollen diese Epithelwucherungen noch bei anderen Formen auf Vorkommen und Verhalten untersucht werden.



a



b



c

Fig. N. *Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium II. a Längsschnitt durch eine Zehe. 62:1. b Haftlappenanlage. 480:1. c Epithelknospe. 480:1.

E Epithel. M Mesoderm. Eph Endphalange.  
L Anlage der Haftlappen. S Sehne des Musculus flexor sublimis. Ek Epithelknospe.

Auf dem folgenden Stadium (II, Textfig. Na) ist die Anlage der Haftlappen (L) vollzogen; auf der Unterseite der Zehe erscheinen sie als eine Reihe dicht aneinanderschließender Erhebungen, die nach vorn in die Nagelanlage, nach hinten in das noch undifferenzierte Epithel der Zehe übergehen. Auf der Oberseite der Zehe fehlt noch jede Andeutung von Schuppenanlagen, was mit den Beobachtungen der früheren Untersucher übereinstimmt. Das Epithel (Textfig. Nb) ist auf dem Übergang vom 2- zum 3schich-

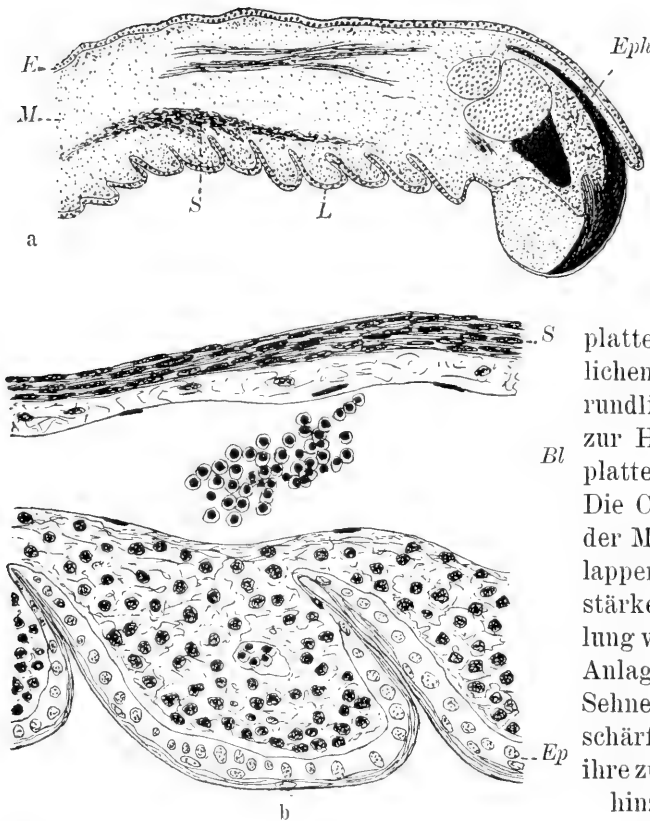


Fig. 0. *Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium III.  
 a Längsschnitt durch den distalen Teil einer Zehe. 62:1.  
 b Haftlappen. 480:1. E Epithel. M Mesoderm. Eph Endphalange. L Haftlappen. S Sehne des Musculus flexor sublimis. Bl Blutgefäß.

tigen Zustand be-  
 griffen:  
 zwischen  
 den basalen  
 Cylinder-  
 zellen und  
 den jetzt  
 noch stärker abge-  
 platteten oberfläch-  
 lichen Zellen treten  
 rundliche oder parallel  
 zur Hautfläche abge-  
 plattete Zellen auf.  
 Die Cutis zeigt unter  
 der Mitte jeder Haft-  
 lappenerhebung eine  
 stärkere Ansamm-  
 lung von Kernen. Die  
 Anlage der erwähnten  
 Sehne (S) tritt noch  
 schärfer hervor, und  
 ihre zu den Haftlappen  
 hinziehenden Ab-  
 zweigungen sind  
 schon erkennbar.  
 Wenn auch die  
 Haftlappen embryo-  
 nal als einfache

Querwülste angelegt werden, muß man doch den Gedanken erwägen, ob diese Querwülste nicht ursprünglich durch Schuppenverschmelzung entstanden sind, nicht einfach verbreiterte Schuppen darstellen.

Die Epithelknospe (Fig. Nc) zeigt auf diesem Stadium noch eine progressive Entwicklung; die basalen Zellen haben sich in ihrem Umfang ein wenig in die Tiefe gesenkt, ohne daß aber andere Beziehungen zur Cutis kenntlich würden. Die Zahl der Lagen in der Knospe hat zugenommen; den äußeren Abschluß der Knospe bildet wie auch sonst die stark abgeplattete Zellage. Ich habe die Epithelknospe im folgenden Stadium noch am Totalpräparat feststellen können.

Im Stadium III (Textfig. Oa) haben die Lappen (*L*) an Größe zugenommen und zeigen schon eine deutliche Neigung distalwärts. Damit macht sich auch der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite im Verhalten der Epidermis kenntlich (Textfig. Ob): nicht nur ist die nunmehr schon aus mehreren Lagen bestehende Hornschicht auf der freien Fläche der Lappen stärker entwickelt, sondern auch die Kerne des Stratum Malpighii sind hier größer als an den Faltungsstellen des Epithels. Es treten also alle Eigentümlichkeiten zutage, die wir an einer Schuppe mit Ober- und Unterseite (oder, was dasselbe ist, mit freiem Rand) beobachten können. Von der Cutis sei erwähnt, daß sie eine reiche Versorgung mit Blutgefäßen (*Bl*) erkennen läßt, die in die Anlagen der Haftlappen eindringen. Jetzt beginnt auch die Bildung der Schuppen auf der Oberseite der Zehen. Die Haftlappen eilen also den gewöhnlichen Schuppen der Zehen in der Entwicklung weit voraus.

Auf dem letzten, mir zur Verfügung stehenden Embryonalstadium (IV) sind die Haftlappen vollkommen fertig, ihre Borsten entwickelt (Textfig. P). Offenbar schreiten jetzt die Entwicklungsvorgänge sehr rasch voran, da der Größenunterschied zwischen Embryonen der beiden letzten Stadien nicht so beträchtlich ist, daß er einen solchen Unterschied im Aussehen der Haftlappen erwarten ließ. Daß das Tempo der Entwicklung jetzt beschleunigt ist, dafür scheint mir auch zu sprechen, daß es auch HAASE nicht ge-

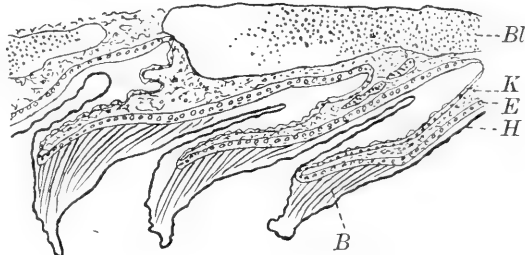


Fig. P.

*Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium IV. Schnitt durch die Haftlappen. 125:1.

*K* Cutis. *E* Epithel. *B* Haftborsten. *H* fötales Stratum corneum. *Bl* Blutgefäß.

lungen ist, alle Zustände der Ausbildung der Borsten abzufassen. Die Erhebungen der Haftlappen sind zu platten Schuppen geworden, an denen die Verschiedenheit zwischen Ober- und Unterseite im Verhalten des Epithels entsprechend scharf ausgeprägt ist. Das embryonale Stratum corneum (*H*) hat sich abgehoben, und auf der neuen Oberfläche der Lappen stehen im plantaren Abschnitt die Borsten, vollkommen fertig, nach dem Ende der Schuppe zu an Größe zunehmend. Auch die übrige Oberfläche der Epidermis (Textfig. Q)

ist mit den Epithelfaserborsten bedeckt; sie fehlen, wie es ihrem Wesen nach nicht anders möglich ist, der oberflächlichsten embryonalen Zellage, dem fötalen Stratum corneum, und treten bei dieser embryonalen oder embryonal vorbereiteten Häutung zum ersten Male hervor, gleichzeitig mit den homologen Bildungen, den Haftbüscheln und den Borsten der Sinnesorgane.

### Sinnesorgane von *Geckolepis*.

Über die Ontogenie der Hautsinnesorgane bei Geckonen liegen noch keine Beobachtungen vor. Auch mein Material erlaubt mir nur einige kurze Hinweise.

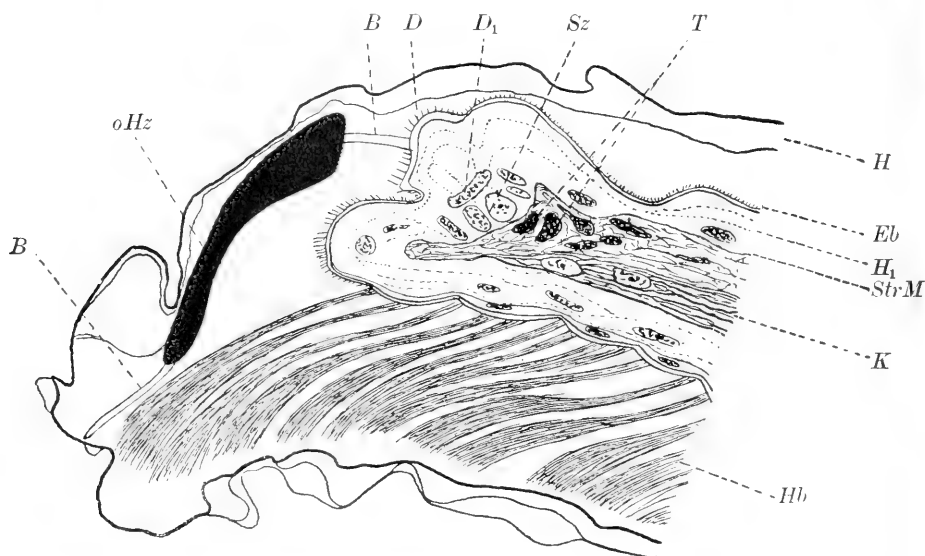


Fig. Q.

*Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium IV. Schnitt durch den freien Rand eines Haftlappens mit Sinnesorgan. 1090:1.

*H* fötales Stratum corneum. *Eb* Epithelfaserborsten. *H<sub>1</sub>* Hornschicht. *StrM* Stratum Malpighii. *K* Cutis. *Hb* Haftborsten. *B* Borste des Sinnesorgans. *oHz* obere Häutungszelle, in der die Borste gebildet wurde. *D* Deckel des Sinnesorgans. *D<sub>1</sub>* Kern des Deckels des Sinnesorgans der nächsten Epidermisgeneration. *Sz* Sinneszellen. *T* subepitheliale, zum Sinnesorgan gehörige Kerngruppe.

Unter dem fötalen Stratum corneum des Stadiums IV finden sich die Sinnesorgane fertig entwickelt vor, und nach allem, was ich feststellen konnte, vollzieht sich ihre Entwicklung embryonal in derselben Weise wie bei jeder Häutung. Das im Embryonalleben



angelegte Organ (Textfig. Q) läßt wie das des Erwachsenen den Deckel (*D*) mit Borste (*B*) und eine Ansammlung von Kernen im Stratum Malpighii (*Sz*) erkennen; auch die zum Sinnesorgan in irgend einer Beziehung stehenden halbmondförmigen Kerne der Cutis (*T*) fehlen nicht. Um die von der fötalen Hornschicht noch überdeckte Borste *B* ist ein keulenförmiges, mit Eisenhämatoxylin sehr stark gefärbtes Gebilde geschoben, die äußere Häutungs- zelle (*oHz*) — vielleicht sind es auch mehrere — deren Plasma- fasern zur Bildung der Borste verwandt wurden. Der untere Rand dieser Zelle zeigt manchmal einen Punktbesatz, der den kleinen Borsten auf dem Deckel des Sinnesorgans entspricht. Im übrigen ist von der äußeren Häutungs- zelle nichts zu sehen; die für den Er- wachsenen charakteristischen dunklen Granulationen, die wir bei den Haftborsten von *Uroplatus* und *Geckolepis* genauer kennen lernten, scheinen in den embryonalen Anlagen weniger oder gar nicht aufzutreten. Schon auf diesem Zustand ist die nächste Häutung etwas vorbereitet; über den Sinneszellen des Stratum Malpighii beobachtete ich nämlich einen quergestellten, leicht gebogenen Kern (*D*<sub>1</sub>); man dürfte nicht fehlgehen, in ihm einen Kern der Deckelzelle für das Sinnesorgan der nächsten Epidermis- generation zu erblicken.

#### Krallen von *Geckolepis polylepis* (und *Uroplatus fimbriatus*).

Die Präparate von *Geckolepis*-Embryonen, die zum Studium der Haftlappenentwicklung benutzt wurden, gaben Veranlassung, die Ontogenese der Krallen in einigen Stadien zu verfolgen. Zur Klärung der Formverhältnisse zog ich die weit größeren und daher als Totalpräparat leichter zu untersuchenden Krallen des erwachsenen *Uroplatus* heran.

Die folgenden, Boas (1894) entnommenen Angaben mögen zur Einführung in die Formverhältnisse der Saurierkralle dienen. Boas faßt die Krallen der amnioten Wirbeltiere mit dem unterliegenden Bindegewebe als eine endständige Kegelschuppe auf, welche die Zehenspitze umscheidet. Der Kegel ist aber nicht rund, sondern auf der Unterseite abgeflacht — hier besitzt die Hornmasse etwas lockere Konsistenz — und außerdem gewöhnlich der Länge nach gebogen, so daß die Unterseite konkav ist. So gliedert sich die Kralle in zwei Teile, die Krallenplatte, oben und seitlich (siehe *o Kp*, *u Kp*, *s Kp*, Textfig. Zc) und die Krallen- sohle unten, beide aber nur Teile eines Ganzen. Bei Crocodilen, Schildkröten

und Vögeln kann man häufig noch eine dritte, mehr untergeordnete Partie der Kralle unterscheiden, das Ausfüllungshorn, eine lockere Hornmasse, welche die Lücke zwischen Sohle und Platte am distalen Krallenende ausfüllt. Die dünne Basalpartie der Kralle ist allseits von einer Ringfalte der angrenzenden Haut bedeckt, dem Krallenwall. Die Kralle der Saurier weicht wesentlich von den der übrigen krallentragenden Reptilien ab und verhält sich ähnlich wie diejenige der Säugetiere (Boas). Das Stratum Malpighii der Krallenplatte zeigt nämlich (bei *Uromastix*, *Varanus*, *Iguana*) zwei Abschnitte, eine proximale Matrixfläche, charakterisiert durch allmählichen Übergang des Rete Malpighii zur hornigen Krallenplatte, und eine distale, dünnere Steilfläche, die von der überliegenden Krallenplatte durch eine scharfe Linie abgegrenzt ist. Da nun das Wachstum der Hornschicht der Kralle nicht wie an platten Hautstellen senkrecht zur äußeren Oberfläche gerichtet ist, sondern parallel der Längsachse der Schuppe stattfindet, gleitet die von der Matrixfläche gebildete Hornplatte sehr langsam nach vorne über das sterile Rete Malpighii hinweg, ist zwar überall innig mit demselben verbunden, erhält aber keinen materiellen Zuschuß von ihm. Wie bei manchen Säugern fand Boas bei *Varanus* zwei deutlich abgesetzte Schichten der Krallenplatte (unsere obere und untere Krallenplatte), von welcher die äußere einer proximalen, die innere einer distalen Partie der Matrixfläche entspricht. Bei den Säugetieren erstreckt sich die Sterilfläche nicht bis an die äußerste Spitze der Kralle, sondern im Endabschnitt findet wieder Hornbildung statt; der zugehörige Teil wird Terminalmatrix genannt. Eine solche Terminalfläche war bei Sauriern nicht nachzuweisen. Die Krallenplatte der oben erwähnten Saurier ist um eine Medianebene stark zusammengebogen und die aus ziemlich loser Hornmasse bestehende Krallensohle demgemäß ziemlich schmal. Die Ähnlichkeit der Saurierkralle mit derjenigen der Säuger führt Boas auf die in beiden Fällen starke Beanspruchung zurück, die zu jener Differenzierung des Rete Malpighii führte.

Im Gegensatz zu Boas erscheint GÜPPERT (1898) die Wirbeltierkralle als eine von Anfang an selbständige Bildung, die mit anderen Hornorganen (Schuppen) nichts zu tun hat; er sieht also keinen Grund, nach Boas' Vorgang in der Hornschuppe eine hypothetische Urform der Amniotenkralle aufzustellen; vielmehr findet er den Urzustand der Krallen aller Wirbeltiere noch jetzt bei einzelnen Urodelen erhalten als einen einfachen kappenartigen Hornüberzug

spitzer Finger- und Zehenenden, erzeugt durch deren besondere Inanspruchnahme. BOAS möchte die bei den Amphibien vereinzelt vorkommenden Krallenbildungen nicht mit den Krallen der Amnioten in eine Reihe stellen. GEGENBAUR (1898) betrachtet wie GÖPPER die Krallenbildung der Sauropsiden als ein Erbstück von den Amphibien her. Auch die Entwicklungsgeschichte scheint mir die GÖPPER'Sche Auffassung durchaus zu stützen (s. u.).

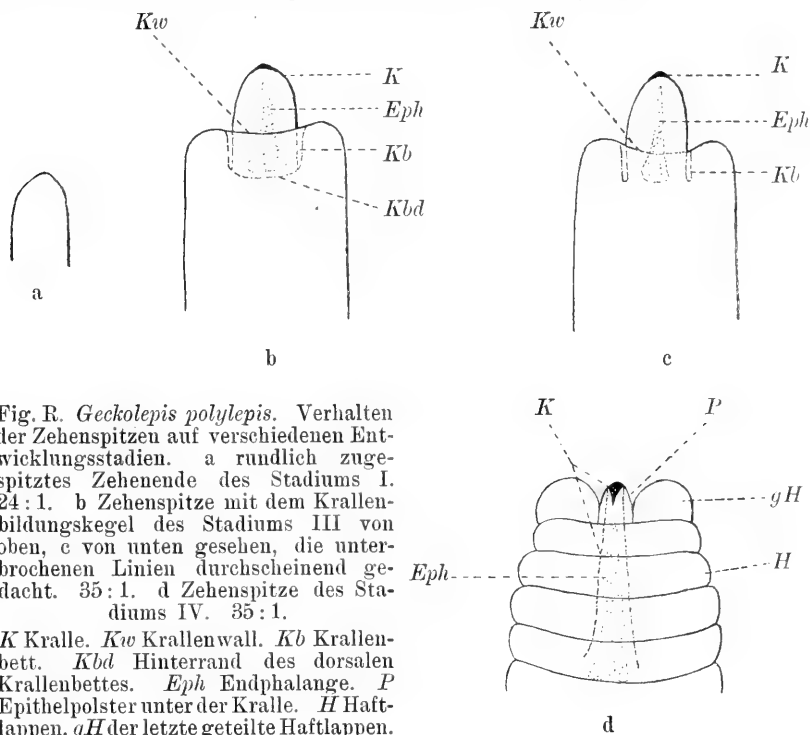


Fig. R. *Geckolepis polylepis*. Verhalten der Zehenspitzen auf verschiedenen Entwicklungsstadien. a rundlich zugespitztes Zehenende des Stadiums I. 24:1. b Zehenspitze mit dem Krallenbildungskegel des Stadiums III von oben, c von unten gesehen, die unterbrochenen Linien durchscheinend gedacht. 35:1. d Zehenspitze des Stadiums IV. 35:1.

K Kralle. Kw Krallenwall. Kb Krallenbett. Kbd Hinterrand des dorsalen Krallenbettes. Eph Endphalange. P Epithelpolster unter der Kralle. H Haftlappen. gH der letzte geteilte Haftlappen.

Über den feineren Bau der Saurierkralle habe ich nur eine Angabe von WIEDERSHEIM (1875) ausfindig machen können, die *Phyllodactylus europaeus* betrifft. An der konvexen Seite der Klaue, die jedem Finger zukommt, sieht man einen wulstigen Kamm, der sich aus einem System vieler übereinanderliegender Lamellen aus gelber Hornsubstanz aufbaut und gegen das Ende der Klaue spitz ausläuft. Das Ganze stellt eine Menge ineinander gestülpter Trichter dar und ist an seinem basalen Ende ziemlich scharf in Form eines Zapfens gegen die konkave Seite der Klaue abgeknickt und im Knochen festgelötet. (Diesen medianen Fortsatz, in den die proxi-

male Matrixfläche der Krallenplatte ausgezogen ist, stellte auch BOAS, 1894, bei einigen Formen fest.) Als weitere Befestigung dient ein zweites Lamellensystem, welches vom oben beschriebenen Kamm entspringt, die knöcherne Endphalange von beiden Seiten wie ein transparenter Vorhang umschließt (die Seitenteile der Krallenplatte. s. unsere Textfig. Zc) und sich an der Basis derselben festsetzt. Diese Trichter, das sei schon hier betont, haben nichts mit den Horntüten zu schaffen, die, um in BOAS' Auffassung zu sprechen, die Kegelschuppe umhüllen und Krallenplatte + Krallensohle entsprechen: sie gehören nur der Krallenplatte an, wie schon aus ihrer Lagerung zur Endphalange hervorgeht.

Die Zehenspitze der *Geckolepis*-Embryonen durchläuft in der Ontogenese bemerkenswerte Formveränderungen, die durch die Bildung der Kralle und der Haftlappen bedingt sind. Auf dem Stadium I verjüngt sie sich distalwärts nach allen Seiten, wie aus einem Vergleich der Dorsalansicht (Textfig. Ra) und des Median-schnittes (Textfig. Ma) hervorgeht, und endet mit abgerundeter Spitze. Später (Stadium II) ist das Aussehen ganz anders geworden: die Zehenspitze endet mit einem plantarwärts gekrümmten, abgestumpften Kegel — Krallenkegel heiße er kurz —, der gegen den anschließenden, quer abgestutzten Teil der Zehe scharf abgesetzt ist; dieses Verhalten erläutern die Textfig. S am Median-

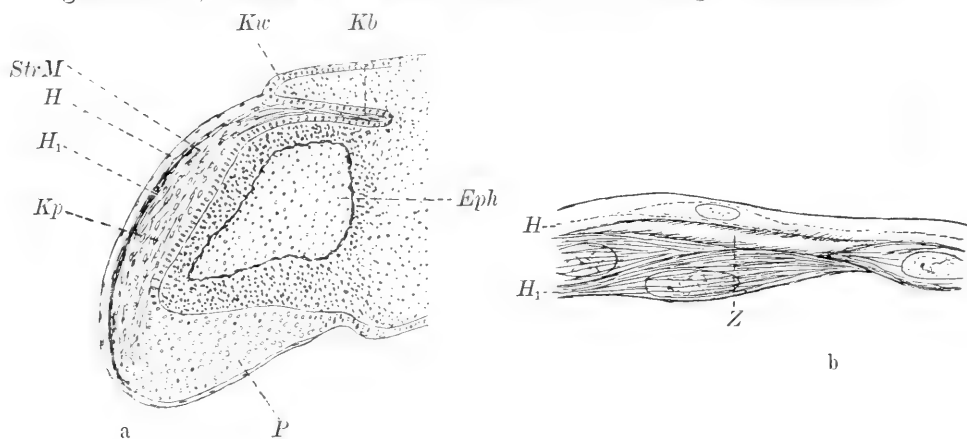


Fig. S.

*Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium II. a Längsschnitt durch eine Zehenspitze. 125:1. b fötales Stratum corneum (*H*) und Hornschicht der Krallenplatte (*H*<sub>1</sub>). 1090:1. *Kb* Krallenbett. *Kw* Krallenwall. *Kp* Krallenplatte. *P* Epidermispolster. *Eph* Endphalange. *StrM* Stratum Malpighii. *H* fötales Stratum corneum. *H*<sub>1</sub> Hornmasse der Krallenplatte. *Z* Zellen mit quergetroffenen Epithelfasern.

schnitt, die Textfig. Rb und c, am Totalpräparat der Zehenspitze in Dorsal- und Ventralansicht. Am aufgehellten Objekt läßt sich feststellen, daß der die Endphalange (*Eph*) umschließende Kegel durch eine Einfaltung der Epidermis, das Krallenbett (*Kb*, Textfig. Rb), sich ein Stück weit in den quer abgesetzten Teil hinein fortsetzt und daß somit der Rand dieses abgestutzten Teiles als Krallenwall (*Kw*) aufzufassen ist. Der Krallenwall ist aber nur dorsal und seitlich ausgebildet, weil auch das Krallenbett, die Einfaltung der Epidermis, nur hier angelegt wird. Deutlicher noch zeigt das der Medianschnitt (Textfig. S): auf der Unterseite der Zehe fehlt die dem Krallenbett entsprechende Einstülpung der Epidermis. Vergewenwärtigen wir uns schließlich, daß das Krallenbett auf dem Querschnitt (Textfig. T *Kb*) die Form einer plantarwärts offenen, die Endphalange (*Eph*) umschließenden Halbrinne darstellt, so sind wir über seine Form und Ausdehnung zunächst hinreichend unterrichtet. Bei noch älteren Embryonen (Textfig. Rd) hat die Zehenspitze wiederum ihr Aussehen gewechselt und zeigt nunmehr im wesentlichen den beim erwachsenen Tier vorhandenen Zustand. Auf der Unterseite der Zehe ist die Querreihe der Haftlappen (*H*) entstanden, welche distal mit einem durch die Kralle (*K*) halbierten Lappen (*gH*) abschließt. Der Krallenkegel ragt jetzt nicht mehr über das Ende der Zehe allein vor, sondern tritt sogar ein wenig gegen den äußersten, geteilten Haftlappen zurück. Ferner ist er von den Seiten her stark zusammengepreßt, eine Erscheinung, die auch das Krallenbett auf der Oberseite der Kralle äußerlich durch Vorwölbung bemerkbar macht (Textfig. T). Das Krallenbett hat an Größe noch bedeutend zugenommen, wie aus der Ausdehnung der Kralle (*K*, Textfig. Rd) proximalwärts hervorgeht. Überzeugender tut das noch der Medianschnitt (eines etwas jüngeren Stadiums III) dar (Textfig. U): auch hier bleibt das Krallenbett (*Kb*) auf den Rücken (und die Seiten) der Kralle beschränkt. Schon am Totalpräparat läßt sich erkennen, daß nicht der ganze epidermoidale Anteil des Krallenkegels in gleichmäßiger Weise an der Bildung der Kralle beteiligt ist, sondern daß in der Mediane eine auch durch ihre dunklere Färbung kenntliche Verdickung (Textfig. Rb), die sich ventral zur Krallenspitze aussieht (Textfig. Rd) die Hauptrolle spielt.

Die ersten histologischen Veränderungen an der Zehenspitze, die mit der Bildung der Kralle zusammenhängen, treten im Stadium I auf. Während hier das Epithel des Fingers im übrigen die in Textfig. Mb wiedergegebene Beschaffenheit, eine basale Cylinder-

zellenlage und eine äußere Schicht abgeplatteter Zellen, aufweist, besteht es an der Zehenspitze aus 3 Lagen, indem noch eine mittlere Zellschicht mit rundlichen Kernen eingeschaltet ist. Stellenweise geht die dreifache Schichtung schon in eine vierfache über. Diese Verdickung des Epithels des Zehenendes ist auf volarer und plantarer Seite gleichmäßig.

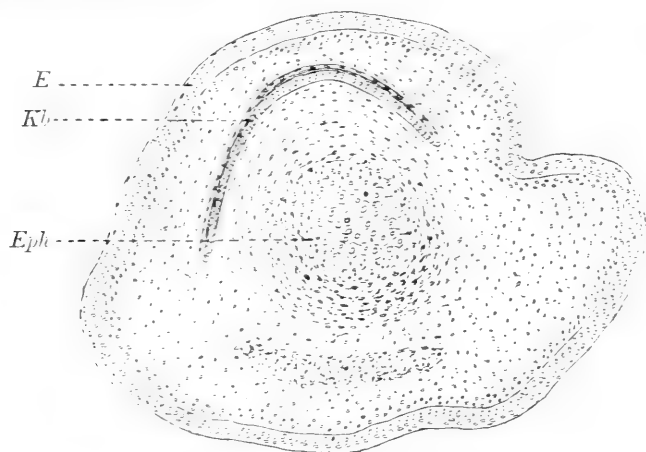


Fig. T.

*Geckolepis polylepis*. Embryo. Stadium II. Querschnitt durch eine Zehenspitze in der Höhe des proximalen Krallenendes. 180:1.

*E* Epidermis. *Kb* Krallenbett. *Eph* Endphalange.

Das Stadium II zeigt entsprechend den Umwälzungen, die sich auf den zwischenliegenden Entwicklungsstufen in den Formverhältnissen vollzogen haben, eine weit fortgeschrittene histologische Differenzierung. Der geringeren Dickenzunahme, die das Epithel im allgemeinen an den Zehen erfahren hat — aus einem zweischichtigen ist ein dreischichtiges geworden (Textfig. Nb) —, steht ein beschleunigtes Wachstum der Epidermis am Krallenkegel gegenüber. Durch Einwucherung der unteren Epithelzellen ist auf der Dorsalseite der Zehe (Textfig. Sa) das Krallenbett (*Kb*) entstanden. Diese Stelle ist äußerlich durch den Krallenwall (*Kw*) gekennzeichnet. Weil das fötale Stratum corneum unmittelbar vom Krallenwall auf die Oberseite der Krallenplatte übergeht (Textfig. Sa), nicht aber der Falte des Krallenbettes folgt, muß das Krallenbett durch ein Einwuchern des Stratum Malpighii allein zustande gekommen sein. Das Epithel des Krallenkegels ist ungeheuer verdickt

und auf der Dorsal- und Ventralseite verschiedenartig entwickelt. Auf der Dorsalseite kann man zunächst an ihm eine basale Lage hoher cylindrischer Zellen und mehrere (etwa 3) Lagen nach außen hin allmählich sich abplattender Zellen unterscheiden; diese beiden Schichten machen das Rete Malpighii aus (*StrM*). Darauf folgen mehrere Lagen von Zellen, die bei schwächeren Vergrößerungen und Eisenhämatoxylinfärbung als dunkle Zone erscheinen ( $H_1$ ) und zu äußerst — diese Lage setzt sich über die ganze Zehenspitze hin fort — die schon im Stadium I nachweisbare Schicht abgeplatteter, nunmehr deutlich verhornter Zellen (*H*) das fötale Stratum corneum. Die erwähnten dunklen Zellen sind im Schnitt linsenförmig und zeichnen sich durch eine sehr starke Ausbildung von Epithelfasern aus, die parallel der Oberfläche der Haut verlaufen (Textfig. Sb). Durch genaue Einstellung auf die Epithelfasern überzeugt man sich, daß sie nicht den ganzen Zellenraum durchsetzen, sondern sich durchaus in der Peripherie der Zelle halten, nahe der Wand; besonders deutlich wird das an Stellen, an denen sie quer getroffen sind (*Z*, Textfig. Sb). Diese Zellschicht ist die erste Anlage der Krallenplatte. Im Krallenbett erfährt die geschilderte Schichtenfolge eine Vereinfachung derart, daß das Stratum Malpighii eine einfache Zellschicht darstellt; im unteren Blatt der Einwucherung folgen hierauf unmittelbar, abgeplattete Zellen, in einfacher, höchstens doppelter Lage, im oberen Blatt ist überhaupt keine Hornbildung nachweisbar. Auch auf dem Querschnitt durch das Krallenbett treten diese Verhältnisse deutlich hervor (*Kb*, Textfig. T). Dem verdickten Epithel auf der Unterseite der Zehenspitze fehlt die Differenzierung in verschiedene Zellformen. Es ist ein einheitliches Polster (*P*, Textfig. Sa) aus polygonalen Zellen mit großen chromatinarmen Kernen. Das Stratum Malpighii ist schwer abzugrenzen; auch seine Zellen haben größtenteils den Charakter der Polsterzellen angenommen, und nur am Übergang des Polsters in die normale Epidermis der Zehenunterseite läßt sich eine Strecke weit verfolgen, wie aus dem Epithel durch eine enorme Vermehrung der Schichten und eigenartige Entwicklung der Zellen das mächtige Polster hervorgeht.

Auf dem Stadium III (Textfig. U) sehen wir einmal den eben geschilderten Zustand weiter ausgeführt: das Krallenbett (*Kb*) ist noch tiefer eingewuchert, der Krallenwall (*Kw*) deutlicher abgesetzt, die Krallenplatte dicker geworden. Auch auf der Unterseite tritt eine anfangs (Stad. II) nur angedeutete Absetzung des hinteren Polsterendes gegen seine Umgebung hervor. Ferner ist eine Kom-

plikation der Krallenplatte eingetreten, indem in ihrem unteren Teil deutlich zwei Schichten (*oKp*, *uKp*) zeigt, die gemeinsam die Spitze der Kralle bilden. Diese Neubildungen beruhen auf der Entstehung einer Falte (räumlich einer Röhre „Krallenröhre“ s. S. 454) im Stratum Malpighii der Krallenplatte, wodurch die basalen Zellen

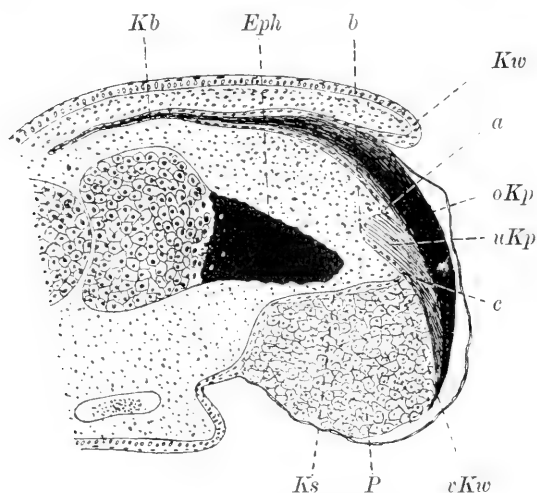


Fig. U.

*Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium III. Längsschnitt durch eine Zehenspitze. 125:1.

*Kb* Krallenbett. *Kw* Krallenwall. *oKp* obere Krallenplatte. *uKp* untere Krallenplatte. *Ks* Krallensohle. *vKw* ventraler Krallenwall. *P* Epidermispolster. *Eph* Endphalange.

bei *a* rechtwinklig nach innen gegen ihren früheren Verlauf abgelenkt werden, um bei *b* wieder die alte Richtung einzuschlagen. Dadurch wird die ganze Matrix der Krallenplatte in drei Abschnitte zerlegt, einen proximalen, der bis *a* reicht, einen mittleren von *a* bis *b* und einen distalen von *b* bis zu *c*. Der proximale Abschnitt liefert die obere Krallenplatte (*oKp*), die Strecken *ab* und *bc* wohl gemeinschaftlich die untere Krallenplatte, deren bei *b* nach hinten allmählich

weiter eindringende Teil den medianen von WIEDERSHEIM und BOAS (s. o.) erwähnten Fortsatz gibt. Das Rete Malpighii zeigt im Krallenbett noch einen leidlich wahrnehmbaren Übergang zur Hornschicht; je weiter man nach *a* fortschreitet, um so unvermittelter wird er (s. u.); es bildet sich also hier allmählich eine Sterilfläche aus. Auf der Strecke *ab* ist auch der Übergang des schwer zu erkennenden Stratum Malpighii zur Hornschicht ziemlich schroff; ebenso verhält es sich mit *bc*. Das Stratum Malpighii läßt außer den basalen Zellen, die nicht cylindrisch, sondern kubisch oder gar abgeplattet sind, noch eine, höchstens zwei Lagen erkennen. Unter dem Zellenpolster (*P*) erstreckt es sich als eine deutlich einschichtige Lage entlang, welche die Krallensohle (s. u.) repräsentiert.



Untersucht man den feineren Bau der Krallenplatte, so ergibt sich, daß beide Komponenten aus ungewöhnlich stark verlängerten Hornzellen mit entsprechend geformten Kernen bestehen (Textfig. V). Die Zellgrenzen in der oberen Krallenplatte erscheinen

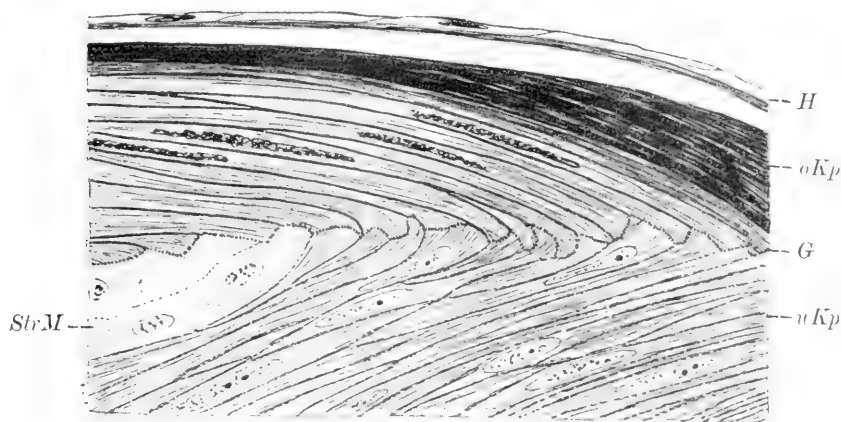


Fig. V. *Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium III. Bau der Kralle. 1090:1. *H* fötales Stratum corneum. *oKp* obere, *uKp* untere Krallenplatte. *G* zackige Naht zwischen beiden. *StrM* Stratum Malpighii.

als dicke schwarze Konturen, die nur stellenweise eine Zusammensetzung aus Körnern, den Zellbrücken, erkennen lassen; die der unteren Krallenplatte sind dünner und zeigen diese Struktur durchweg. Obere und untere Krallenplatte stoßen wie mit Falz und Nut in einer zackigen Grenzlinie (*G*) zusammen, die aus

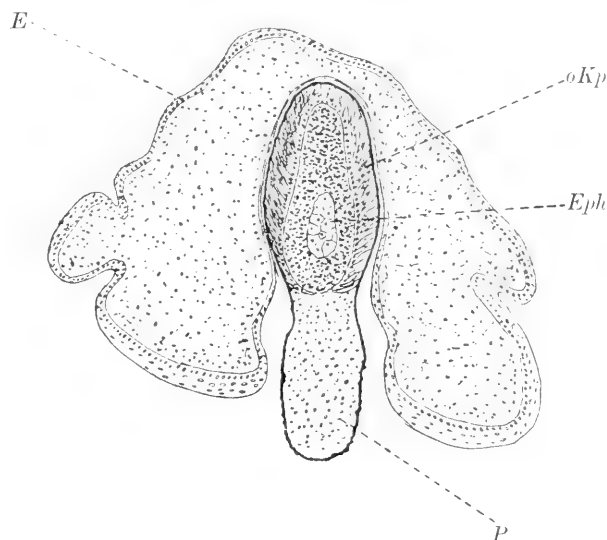


Fig. W. *Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium III–IV. Querschnitt durch eine Zehenspitze in der Höhe des distalen Krallenendes. 126:1. *E* Epithel. *oKp* Krallenplatte. *P* Epidermispolster. *Eph* Endphalange.

sehr deutlichen Brückenkörnern besteht. Alle Zellen haben die schon auf früheren Stadien angelegten (s. o.) Epithelfasern schön entwickelt. Diese Fasern stellen das Hauptmaterial der Kralle dar, da die immerhin nur schwach verhornten Zellwände an Masse hinter ihnen zurücktreten. Zweifellos sind diese Epithelfasern von starrer Konsistenz, verhornt; man sieht bisweilen, wie unter der Wirkung des Mikrotommessers vereinzelte Zellen an ihren Enden in die Epithelfasern zersplittert sind. Die Festigkeit der oberen Krallenplatte scheint größer zu sein wie die der unteren.

Auf diesem Stadium ist das epitheliale Polster auf der Unterseite der Kralle seitlich stark zusammengedrückt, wie aus dem Querschnitt (P, Textfig. W) hervorgeht. Seine Zellen zeigen unverändert die oben geschilderte Beschaffenheit des früheren Stadiums: polygonale sehr dünnwandige Elemente — ihre Grenzen erscheinen als Punktreihen (Textfig. X) — die sehr schwach verhornt sind. Da dem Erwachsenen dieses Polster fehlt und die Krallenspitze frei vorsteht, so muß es — wohl beim eben ausgeschlüpften Tier — durch Schrumpfen und Eintrocknen zugrunde gehen und abfallen. Nur die basalen, sehr stark abgeplatteten Zellen des Stratum Malpighii bleiben zurück, sie bilden die Krallensohle. Das Polster besitzt somit die Bedeutung einer embryonalen Einrichtung, die die Entwicklung der Kralle in ihrer typischen Form ermöglicht.



Fig. X.

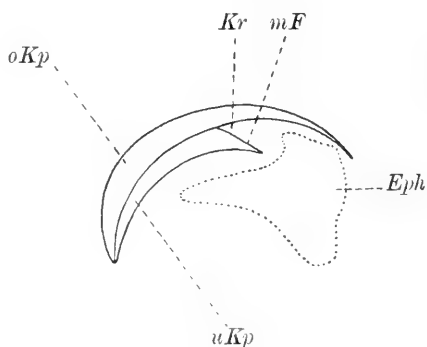


Fig. Y.

Fig. X. *Geckolepis polylepis*. Embryo, Stadium III. Zellen des Epidermispolsters. 1090:1.

Fig. Y. *Geckolepis polylepis*, erwachsen. Optischer Schnitt durch die Kralle und Endphalanx (Eph). 45:1. oKp obere, uKp untere Krallenplatte. mF medianer Fortsatz. Kr Krallenröhre.

Es scheint mir, als ob dieses Verhalten eine gewisse Übereinstimmung zeige mit der von VOELTZKOW (1889, p. 103 f.) beschriebenen Hufform der Zehen bei *Crocodylbryonen* [(*Crocodylus madagascariensis*, *C. porosus*, *Alligator sclerops*, *A. cynocephalus*), nach GÖLDI (zitiert nach KRAUSE 1906, p. 303) auch bei *Caiman niger*], die mit dem Auftreten des Krallenwalles ihre höchste Entwicklung erreicht. Es handelt sich auch hier um eine kolossale Wucherung der Hornschicht der Epidermis im Bereich der Krallensohle, die stärker ausgebildet ist als die Krallenplatte und die äußerste Spitze der Zehe bildet. Wenn der Krallenwall kräftiger geworden ist und an den Gliedern Schuppenbildung aufzutreten beginnt, bildet sich die Verbreiterung der Zehenspitze zurück, indem das vorderste die Kralle tragende Glied sich in die Länge streckt und die Krallenplatte (bei VOELTZKOW, p. 104, steht an dieser Stelle als sinnstörender Druckfehler Krallensohle), die ja ursprünglich ganz flach war, sich seitlich nach der Ventralseite herabbiegt und die Krallensohle zusammendrückt. Die Wucherung nimmt an Umfang ab, ihre Hauptmasse konzentriert sich im vordersten Teil der Sohle und stellt hier ein schon bei Lupenbetrachtung auffallendes dickes Polster dar, das kurz vor dem Ausschlüpfen oder durch den Gebrauch der Kralle abgestoßen oder abgenutzt wird. So ist schließlich die Krallenplatte der eigentlich funktionierende Teil geworden, die Krallensohle bildet nur eine verhältnismäßig dünne Hornlage. [Die letzte Angabe steht wenigstens für den Erwachsenen (*Crocodylus*, mittelgroßes Exemplar) in gewissem Widerspruch zu der Darstellung von BOAS (1894, Tab. 10, Fig. 7 u. 8), nach dem die Sohle so kräftig ausgebildet ist wie die Krallenplatte.]

Überschauen wir noch einmal die gesamte Entwicklung der Kralle von *Geckolepis*, so stellt sie sich als eine Wucherung der Epidermis dar, der sich die Bildung des Krallenbettes durch Einwachsen einer Epithelfalte anschließt; das Polster ist eine besondere Bildung, die entwicklungsmechanisch mit der typischen Form der Kralle zusammenhängt. Vergleicht man hiermit die Entwicklung einer Schuppe, die eine Cutispapille darstellt, so scheint es mir um die Ableitung der Kralle von einer Kegelschuppe schlecht bestellt zu sein. Wie die Haftlappen so werden auch die Krallen sehr früh angelegt und eilen der Entwicklung des Integuments im übrigen voraus; dies erklärt sich wohl durch die von KEIBEL aufgefundene Gesetzmäßigkeit, daß entgegen dem durch die phyletische Aufeinanderfolge bedingten Zwang, also entgegen dem biogenetischen Grundgesetz,

die Zeit des Auftretens eines Organs von der Zeit abhängt, in welcher das betreffende Organ in Funktion zu treten hat. Die Haftlappen und Krallen müssen gebrauchsfähig sein, wenn das Tier ausschlüpft.

Beimerkenswert an der fertigen Kralle ist die schon vorhin erwähnte geringe Dicke der Krallensohle; die basale Zellschicht, die nach dem Abfallen des Polsters zurückbleibt, erzeugt nur eine ganz dünne Hornschicht, dünner vielleicht, als sie auf der übrigen Körperoberfläche ist; sie verdient kaum das Wort Sohle. Dazu kommt noch, daß die Krallenplatte seitlich um die Phalange (Textfig. W, *oKp*) zusammengebogen ist und so auch die Ausdehnung der Sohle sehr gering ist. Da die Krallen der erwachsenen *Geckolepis* sehr klein sind, habe ich auch dem Bau der Krallen von *Uroplatus* einige Aufmerksamkeit zugewandt, um [die dort schwieriger zu untersuchenden Verhältnisse hier zu klären. Textfig. Y ist nach einer aufgehellten Kralle von *Geckolepis* hergestellt. Die seitlichen Teile der Krallenplatte sind so dünn, daß sie an solchen Präparaten verschwinden; um so besser treten bei tieferer Einstellung obere und untere Krallenplatte hervor (*o Kp*, *u Kp*) im optischen Schnitt, die letztere proximal in den medianen Fortsatz (*mF*) ausgezogen. Dieser mediane Fortsatz umschließt mit der oberen Krallenplatte einen natürlich vom Stratum Malpighii ausgekleideten, im optischen Schnitt annähernd dreieckigen Raum, in den ein Auswuchs der Endphalange (*Eph*) hineinzieht, der durch Bindegewebe innig mit der Kralle zusammenhängt. Unter der unteren Krallenplatte streckt sich nun die Hauptmasse der Phalange nach vorn.

Bei *Uroplatus* (Textfig. Za) kehren ganz entsprechende Zustände wieder. Hier sind auch die seitlichen Teile der Krallenplatte sichtbar, und damit gewinnt man eine gute Vorstellung von der Ausdehnung der Krallensohle. Sie stellt einen von sehr dünner Hornlage überspannten Spalt (*So*) dar, dessen Form man am besten bei der Betrachtung der Kralle von der Unterseite überschaut (Textfig. Zb): proximal sehr weit, verengert er sich zunächst stark, um als schmaler, distal wieder etwas erweiterter Schlitz hinter der Krallenspitze zu endigen. Die Form der Öffnung ist bestimmt durch die Dickenverhältnisse der umschlossenen Endphalange. Die Krallenspitze besteht demnach einzig aus den beiden Lagen der Krallenplatte, was ja auch die Entwicklungsgeschichte bei *Geckolepis* dargetan hat; die Krallensohle ist eine sehr dünne Hornlamelle, die den Spalt verschließt und sich an der Bildung des mechanisch beanspruchten Krallenteiles nicht beteiligt.

Diese Verhältnisse treffen übrigens nicht nur für *Geckolepis* und *Uroplatus* zu, sondern kommen auch bei anderen Formen vor; so gibt LEYDIG (1872, tab. 1 fig. 13) eine gute Abbildung einer von unten gesehenen Kralle von *Lacerta viridis*, die den Spalt der Krallensohle in Form und Ausdehnung ähnlich wie bei den von uns untersuchten Formen erkennen läßt. Ganz anders liegen nach BOAS (1894, tab. 11 fig. 25) die Dinge bei *Varanus*; hier besteht eine ziem-

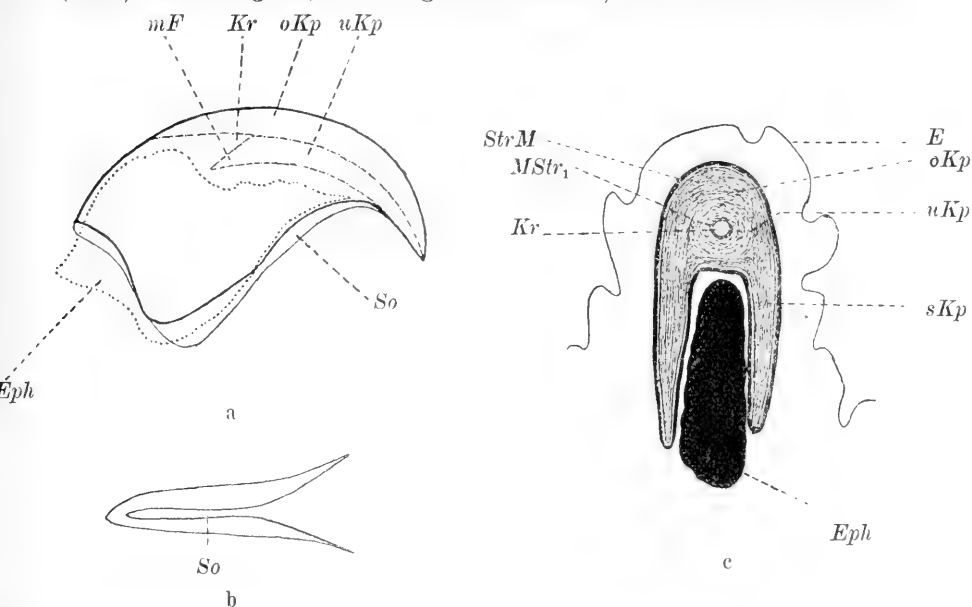


Fig. Z.

*Uroplatus fimbriatus*. Beziehung von Kralle und Endphalange (*Eph* punktierter Umriß). a Ansicht der in ganzrandigem Kontur dargestellten Kralle von der Seite; die Grenzen der oberen (*oKp*) und unteren (*uKp*) Krallenplatte durchscheinend mit gestrichelten Linien. 22:1. b Ansicht der Kralle von der Sohlenseite. 22:1.

c Querschnitt durch das Krallenbett. 45:1.

*So* spaltförmige Öffnung in der Krallensohle. *mF* medianer Fortsatz. *Kr* der von der oberen und unteren Krallenplatte umschlossene, nach der Krallenspitze zu allmählich verschwindende Hohlraum, die Krallenröhre. *Eph* Endphalange. *E* Epidermis der äußeren Haut. *StrM* Stratum Malpighii des Krallenbettes. *oKp* obere, *uKp* untere Krallenplatte. *sKp* Seitenteile der Krallenplatte.

lich dicke Krallensohle. Über das Verhalten von oberer und unterer Krallenplatte gibt ein Querschnitt durch die Kralle von *Uroplatus* (Textfig. Zc) bemerkenswerten Aufschluß: die seitlichen Teile der Krallenplatte (*sKp*) schmiegen sich der Endphalange dicht an; die obere (*oKp*) und untere (*uKp*) Krallenplatte sind durch eine vom Stratum Malpighii (*StrM*<sub>1</sub>) ausgekleidete Höhlung (*Kr*) von-

einander getrennt, die den Querschnitt des oben erwähnten (Textfig. Y) Raumes zwischen den beiden Lagen der Krallenplatte darstellt. Dieser nach der Krallenspitze zu allmählich schwindende Raum ist also eine Röhre („Krallenröhre“), um die herum allseitig die Bildung von Horn in Form von Düten (s. WIEDERSHEIM, p. 443) erfolgt; daher beobachtet man auf dem Querschnitt um den Hohlraum (*Kr*) herum eine konzentrische Schichtung. Wie der Hohlraum (*H*) zustande kommt, haben wir bei *Geckolepis* (s. S. 448) gesehen. Diesem zentralen Teil der Kralle setzen sich nun die peripheren Hornmassen auf, die von der äußeren Partie des Krallenbettes (*StrM*) geliefert werden.

Auch bei den übrigen noch aufs Integument zu untersuchenden Gruppen der Reptilien werde ich dem Bau und wenn möglich der Entwicklung der Krallen Beachtung schenken.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BIEDERMANN, W., 1892, Über den Farbenwechsel der Frösche, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 51, p. 455.
- , 1904, Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln, in: Festschr. HAECKEL, Jena.
- BOAS, J. E. V., 1894, Zur Morphologie der Wirbelthierkrallen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 21, p. 281.
- BOULENGER, G. A., 1885, Catalogue of the Lizards in the British Museum, ed. 2, Vol. 1, London.
- BÖTTGER, O., 1888, Die Reptilien und Batrachier Transkasiens, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Syst., p. 871.
- BRAUN, M., 1877, Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 4, p. 231.
- , 1879, Über die Haftorgane an der Unterseite der Zehen bei Anolius, *ibid.*, Vol. 5, p. 31.
- CARTIER, V., 1872, Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien, I. Abt., Die Epidermis der Geckotiden, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), Vol. 3, p. 281.
- , 1874, Studien über den feineren Bau der Haut bei Reptilien, II. Abt., Über die Wachstumserscheinungen der Oberhaut bei Schlangen und Eidechsen, *ibid.* (N. F.), Vol. 5, p. 192.
- FICALBI, E., 1888, Sui sacchi secernenti cloacali di qualche rettili, in: Proc. verb. Soc. Toscana Sc. nat., adunanza di 11 novembre.
- FRAISSE, P., 1885, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren besonders Amphibien und Reptilien, Kassel und Berlin.
- GADOW, H., 1909, Amphibia and Reptiles, in: Cambridge Natural History.

- GEGENBAUR, C., 1898, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Vol. 1, Leipzig.
- GÖPPERT, E., 1898, Zur Phylogenese der Wirbelthierkralle, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 25, p. 1.
- HAASE, A., 1900, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Haftlappen bei den Geckotiden, Leipzig. Diss., Berlin; auch in: Arch. Naturg., Jg. 66, Bd. 1, p. 321.
- HEIDENHAIN, M., 1911, Plasma und Zelle, Vol. 1<sub>2</sub>, Jena.
- KERBERT, O., 1877, Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 13, p. 205.
- KRAUSE, W., 1906, Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane, in: O. HERTWIG, Handb. d. vgl. u. exp. Entwicklungslehre, Vol. 2<sub>1</sub>, p. 252.
- KRAUSS, F., 1906, Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Kutis bei den Sauriern und Krokodilen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 67, p. 319.
- KUNITZKY, J., 1903, Die Zeit der Entstehung der Borsten und Mechanismus der Bewegung bei den Geckotiden (*Ptychozoon homalocephalum* CREVELDT), in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg (5), Vol. 18 p. 21.
- LEYDIG, F., 1868, Über Organe eines sechsten Sinnes, in: Verh. Leop. Carol. Akad. Naturf., Vol. 34.
- , 1872, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen.
- , 1876, Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 12.
- MAURER, F., 1895, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig.
- NICOLAS, A., 1887, Sur l'épiderme des doigts du Gecko., in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 4, p. 410.
- VAN RIJNBERK, G., 1906, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion), Ergeb. Physiol., Jahrg. 5, p. 346.
- REINKE, F., 1894, Zellstudien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 43, p. 377.
- SCHMIDT, H. R., 1904, Zur Anatomie und Physiologie der Geckopfote, Züricher Diss. Jena.
- SCHMIDT, W. J., 1910, Das Integument von *Voeltzkowia mira* BTTR., in: Z. wiss. Zool., Vol. 94, p. 611.
- , 1911, Beobachtungen an der Haut von *Geckolepis* und einigen anderen Geckoniden, in: VOELTZKOW, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903 bis 1905, Vol. 4, p. 331, Stuttgart.
- , 1912a, Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 101, p. 139.
- , 1912b, Studien am Integument der Reptilien. III. Über die Haut der Gerrhosauriden, in: Zool. Jahrb. Vol. 35, Anat., p. 75.



- SCHNEIDER, K. C., 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- SOKOLOWSKY, A., 1899, Über die äußere Bedeckung bei Lacertiliern, Zürich.
- TANDLER, J., 1903, Beiträge zur Anatomie der Geckopfote, in: Z. wiss. Zool., Vol. 75, p. 308.
- TODARO, F., 1878, Sulla struttura intima della pelle de rettili, in: Atti Accad. Lincei, Anno 275, 1877—1878 Memorie (3), Vol. 2, p. 1073.
- VOELTZKOW, A., 1899, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodylus madagascariensis*, in: Abh. Senckenberg naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 26, p. 1.
- WEITLANER, F., 1902, Eine Untersuchung über den Haftfuss des Gecko, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 52, p. 328.
- WERNER, F., 1896, Über die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen, in: SB. Akad. wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 105, Abt. 1, p. 123.
- , 1912, Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae, in: Tierreich, Lief. 33, Berlin.
- WIEDERSHEIM, R., 1875, Zur Anatomie und Physiologie des *Phyllodactylus europaeus* usw., in: Morphol. Jahrb., Vol. 1, p. 495.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 33.

Fig. 1. *Uroplatus fimbriatus*. Haftborsten, nach einem Schnittpräparat. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin und Eosin. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 8. 1360:1. *E* Endbüschel. *M* Mittelstück. *B* Basalkegel.

Fig. 2. *Uroplatus fimbriatus*. Querschnitte, a) durch 4 Haftborsten kurz über dem Basalkegel, b) durch den Basalkegel einer Haftborste selbst. Fixierung: Eisessig-Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin. 1360:1.

Fig. 3. *Uroplatus fimbriatus*. Haftborste mit verdünnter Kalilauge schwach erwärmt, die Quersprossen treten hervor. WINKEL homog. Imm. 1,8 mm, N. A. 1,32 u. Komp.-Ok. 4. 1750:1. Bezeichnung wie Fig. 1.

Fig. 4. *Geckolepis polylepis*. Hinterrand einer Schuppe mit Sinnesorgan, lufttrocken untersucht. ZEISS Apochromat 2 mm., N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 8. 1360:1. *H* Höhlung über dem Deckel des Sinnesorgans. *B* Borste des Sinnesorgans. *Eb* Epithelfaserborsten in Flächen- und Kantenansicht.

Fig. 5. *Geckolepis polylepis*. Schnitt durch den Hinterrand einer Schuppe mit Sinnesorgan. 1360:1. *O* Oberseite. *U* Unterseite der Schuppe. *Eb* Epithelfaserborsten. *D* Deckel. *B* Borste des Sinnesorgans. *H* Höhlung.

Fig. 6. *Uroplatus fimbriatus*. Ansicht der Oberseite der abgeworfenen Epidermis, lufttrocken untersucht. Oberhäutchen, die Epithelfaserborsten erscheinen als kleine Kreise. Zellgrenzen eben angedeutet. Der Umfang einer Zelle durch punktierte Linie angegeben. 1360:1.

Fig. 7. *Geckolepis polylepis*. Epithelfaserborsten von der Schuppenwurzel, lufttrocken untersucht. Zeichnung ohne Zuhilfenahme des ABBÉ'schen Zeichenapparats angefertigt bei Benutzung von ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 8.

Fig. 8. *Geckolepis polylepis*. Epithelfaserborsten von der Unterseite der Schuppe, lufttrocken untersucht. 1360:1.

Fig. 9. *Geckolepis polylepis*. Abgeworfene Epidermis einer Schuppe von der Unterseite des Schwanzes. Die Stellen, an denen die Epithelfaserborsten geschwunden sind, erscheinen als durchsichtige Flecken und Schrammen. ZEISS Apochromat 16 mm u. Komp.-Ok. 4. 78:1.

#### Tafel 34.

Fig. 10. *Uroplatus fimbriatus*. Hautstück vom Rücken, in Balsam eingeschlossen, bei auffallendem Licht auf schwarzem Grund. Die braunschwarzen Melanophoren, die vornehmlich im hinteren Teil der Höckerschuppen befindlichen, rötlich-braunen Phaeophoren und der weißliche Grund der Guanophoren ist kenntlich. Die Durchlöcherung der intertuberkulären Guaninmassen wird von Phaeophoren hervorgerufen, deren Farbe auf dem durchscheinenden schwarzen Grund nicht zur Geltung kommt. Fixierung: Alkohol-Sublimat. LEITZ Obj. 2 u. ZEISS Ok. 2. 30:1.

Fig. 11. *Uroplatus fimbriatus*. Schuppe von der dorsalen Fläche des Hautsaumes, die eine Melanophore im Zustand vollkommener Pigmentballung, spärliche, fein verzweigte Guanophoren und zahlreiche Phaeophoren enthält. Nach einem in Balsam eingeschlossenen Hautstück. Fixierung: Alkohol-Sublimat. ZEISS Apochromat 8 mm u. Komp.-Ok. 4. 158:1.

Fig. 12. *Uroplatus fimbriatus*. Phaeophore mit Granula von verschiedener Größe. Technik wie in Fig. 11. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 4. 640:1.

Fig. 13. *Uroplatus fimbriatus*. Phaeophore mit mittelgroßen Granula von gleichen Dimensionen. Technik wie in Fig. 11. 640:1.

Fig. 14. *Uroplatus fimbriatus*. Zwei Granula einer Phaeophore mit dunklerem Kern. Technik wie Fig. 11. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp. Ok. 8. 1360:1.

Fig. 15. *Uroplatus fimbriatus*. Phaeophore mit Kern. Nach einem Totalpräparat der Haut, das zur Zerstörung der Guanophoren mit verdünnter Salzsäure behandelt, dann mit DELAFIELD'S Hämatoxylin gefärbt wurde. Fixierung: Alkohol-Sublimat. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 4. 640:1.

Fig. 16. *Uroplatus fimbriatus*. Den Phaeophoren nahestehende Chromatophore mit karminrotem, sehr feinkörnigem Pigment. Technik wie Fig. 11. 640:1.

Fig. 17. *Uroplatus fimbriatus*. Melanophoren mit ziemlich starker Pigmentballung in einer Höckerschuppe der Rückenseite. Nach einem in Balsam eingeschlossenen, zur Zerstörung der Guanophoren mit verdünnter Kalilauge vorbehandelten Hautstück. Fixierung: Alkohol-Sublimat. ZEISS Apochromat 16 mm u. Komp.-Ok. 4. 78:1.

Fig. 18. *Uroplatus fimbriatus*. Melanophoren mit mittlerer Pigmentausbreitung in einer Höckerschuppe des Rückens. Die

Chromorhizen sind großenteils sichtbar, die Zellkörper beginnen sich zu lichten. Technik wie in Fig. 17. 78:1.

Fig. 19. *Uroplatus fimbriatus*. Melanophoren mit extremer Pigmentausbreitung in einer Schuppe von der Hinterseite des Hintersehenkels. Die pigmentleeren Zellkörper sind unsichtbar geworden, die Enden der Chromorhizen stark mit Pigment erfüllt. Nach einem mit Alkohol fixierten Hautstück. 78:1.

Fig. 20. *Uroplatus fimbriatus*. Gebleichte Melanophore mit zwei Kernen. Nach einem, mit Alkohol-Sublimat fixierten, mit Chlor behandelten und mit DELAFIELD'S Hämatoxylin gefärbten Hautstück. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 4. 640:1.

Fig. 21. *Uroplatus fimbriatus*. Melanophore in deren pigmentarmem Körper der Kern, eine Ansammlung der Granula um das Zentrum und vom Zentrum radiär ausstrahlende Körnchenreihen zu sehen sind. In den Chromorhizen, deren Endausläufer stark mit Pigment erfüllt sind, zeigen die Granula stellenweise Reihenordnung. Nach einem mit Alkohol-Sublimat fixierten, mit DELAFIELD'S Hämatoxylin und Pikrinsäure-Säurefuchsin gefärbten Schnittpräparat vom regenerierten Schwanz. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 8. 1360:1.

Fig. 22. *Uroplatus fimbriatus*. Gebleichte Melanophore mit zwei Kernen, zentraler Pigmentansammlung und radiärer Strahlung. Nach einem mit Alkohol-Sublimat fixierten, mit Chlor gebleichten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparat vom regenerierten Schwanz. 1360:1.

Fig. 23. *Uroplatus fimbriatus*. Zwei Melanophoren mit Riesengranula. Nach einem in Balsam eingeschlossenen Hautstück der Bauchseite, das zur Zerstörung der Guanophoren mit verdünnter Salzsäure vorbehandelt wurde. ZEISS Apochromat 4 mm u. Komp.-Ok. 8. 600:1.

Fig. 24. *Uroplatus fimbriatus*. Drei Mastzellen. Nach einem in Alkohol-Sublimat fixierten, mit Chlor gebleichten und mit DELAFIELD'S Hämatoxylin gefärbten Hautstück. ZEISS Apochromat 2 mm u. Komp.-Ok. 4. 640:1.

Fig. 25. *Uroplatus fimbriatus*. Bläschenzelle aus der Subcutis der Haftlappen mit Kern und zwei Vacuolen im Cytoplasma, deren Wand stellenweise einen Belag stark färbbarer Substanz zeigt. Nach einem mit Eisessig-Sublimat fixierten, mit Eisenhämatoxylin und Pikrinsäure-Säurefuchsin gefärbten Schnittpräparat. ZEISS Apochromat 2 mm u. Komp.-Ok. 8. 1360:1.

Fig. 26. *Uroplatus fimbriatus*. Bläschenzelle aus der Subcutis der Haftlappen, mit Kern, granuliertem Cytoplasma und in diesem zwei Vacuolen und Diplosom. Technik wie in Fig. 25. 1360:1.

Fig. 27. *Uroplatus fimbriatus*. Bläschenzelle mit Kern, großer Vacuole und Diplosom in körnigem Plasmahof. Technik wie in Fig. 25. 1360:1.

Fig. 28. *Uroplatus fimbriatus*. Diplosom einer Bläschenzelle aus der Subcutis der Haftlappen, in eine kleine, dichte Cytoplasmaansammlung eingelassen. Technik wie in Fig. 25. 1360:1.

## Tafel 35.

Fig. 29. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch eine Höckerschuppe des Rückens. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. ZEISS Apochromat 8 mm u. Komp.-Ok. 6. 230:1. *E* Epidermis. *Sep* Subepidermoidale Schicht. *K* straffes Corium. *S* aufsteigende Stränge. *Sk* Subcutis. *M* Melanophore. *Ph* Phaeophore (Guanophoren zerstört).

Fig. 30. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch die Epidermis (*E*) und Subepidermoidale Schicht (*Sep*) einer Höckerschuppe des Rückens zur Zeit kurz vor der Häutung. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: DELAFIED'S Hämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 8. 1360:1. *Eb* Epithelfaserborsten. *kH* kompakte Hornschicht. *lH* lockere Hornschicht der abzuwerfenden Epidermisgeneration. *oHx* äußere Häutungszellen, in ihrem oberen Teil die Kerne und Granula, im unteren die Epithelfaserborsten der neuen Epidermisgeneration. *uHx* innere Häutungszellen. *H* in Bildung begriffene Hornschicht der neuen Epidermisgeneration; Exoplasma der Zellen dieser Schicht verhornt, von dunklen Strichen, den Epithelfasern, durchsetzt, die sich als dünne Fäden durch den inneren Zellraum verfolgen lassen. *StrM* Stratum Malpighii. *M* Endausläufer der Chromorhizen von Melanophoren. *Ph* Phaeophore, die größten Granula liegen peripher, die kleineren zentral und umschließen einen hellen Hof. *G* Schollen von Guanophoren.

Fig. 31. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch die basalen Epithelzellen (*E*) und das Corium der Haut vom Unterkiefer. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. ZEISS Apochromat 4 mm u. Komp.-Ok. 8. 600:1. *Sep* Subepidermoidale Schicht. *K* straffes Corium mit abwechselnd längs und quer getroffenen Faserlagen. *S* aufsteigende Fasern, die sich zum Maschenwerk der subepidermoidalen Schicht auflösen. *G* kollagene Grenzlamelle.

Fig. 32. *Uroplatus fimbriatus*. Epidermis-Cutisverbindung vom Lippenrand. Die kollagene Substanz *K* dringt scheinbar in die basalen Epidermiszellen *E* ein. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 u. Komp.-Ok. 8. 1360:1.

Fig. 33. *Uroplatus fimbriatus*. Basale Epidermiszellen vom Lippenrand, die sich von der Cutis abgehoben haben. Die der Cutis zugewandten Enden der Zellen sind zackig ausgeschnitten; diesen Lücken entsprechen Fortsätze von kollagener Substanz. Fixierung und Färbung wie in Fig. 32. 1360:1.

Fig. 34. *Uroplatus fimbriatus*. Sinnesorgan aus der Haut des regenerierten Schwanzes zur Zeit kurz vor der Häutung. Fixierung:

Alkohol-Sublimat, Färbung: DELAFIELD's Hämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. 1360:1. *Eb* Epithelfaserborsten. *kH* kompakte Hornschicht. *lH* lockere Hornschicht der abzuwerfenden Epidermisgeneration. *oHx* äußere Häutungszellen. *Eb<sub>1</sub>* Epithelfaserborsten der neuen Epidermisgeneration. *uHx* innere Häutungszellen. *H* in Bildung begriffene Hornschicht der neuen Epidermisgeneration. *StrM* Stratum Malpighii. *G* kollagene Grenzlamelle. *D* Deckel des Sinnesorgans der alten Epidermisgeneration mit langen Epithelfaserborsten (*B*) bestanden. *K* Kern, *W* seitliche Wand der äußeren Häutungszone (*oHx*), welche die Borsten (*B<sub>1</sub>*) des Deckels des neuen Sinnesorgans lieferte. *D<sub>1</sub>* die Deckelzelle des neuen Sinnesorgans mit Kern. *Stz* Stützzellen. *Sz* Sinneszellen. *T* die subepitheliale, zum Sinnesorgan gehörige Zellgruppe, deren einzelne Zellen von Bindegewebe (*bH*) umschieden sind.

Fig. 35. *Uroplatus fimbriatus*. Sinnesorgan von einem Unterkieferschilde (feste Hornschicht und Oberhäutchen mit Borsten fehlt). Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. 1360:1. *lH*, *oHx*, *Eb<sub>1</sub>*, *uHx*, *H*, *StrM*, *G*, *K*, *D<sub>1</sub>*, *Sz*, *Stz*, *T*, *bH* wie in Fig. 34. *C* Kanal, der den Deckel durchlocht und in einen von Sinnes- und Stützzellen umschlossenen Raum hineinführt.

Fig. 36. *Gekkolepis polylepis*. Sinnesorgan einer Bauchschuppe (feste Hornschicht und Oberhäutchen mit Borsten fehlt). Fixierung: Formol, Färbung: Eisenhämatoxylin. 1360:1. *lH*, *oHx*, *uHx*, *StrM*, *K*, *B<sub>1</sub>*, *T* wie in Fig. 34. *O* Einsenkung in die der Deckel des Sinnesorgans der alten Generation eingelassen war (vgl. Fig. 5, Taf. 33). *Z* die zum Sinnesorgan gehörige Zellgruppe im Stratum Malpighii. *K* Cutis.

#### Tafel 36.

Fig. 37. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch die Epidermis der Haftlappen an dem freien Schuppenrand. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 und Komp.-Ok. 8. 1360:1. *kH* kompakte Hornschicht. *lH* lockere Hornschicht. *oHx* äußere Häutungszone; ihre seitlichen aus Punktlinien gebildeten Zellgrenzen sind kenntlich, im oberen Teil Kern, im unteren die Borsten (*B*) der neuen Epidermisgeneration, über ihnen ein dunkler Saum, in den sich die Streifung der Borsten angedeutet fortsetzt. *uHx* innere Häutungszone, seitliche Zellgrenzen sichtbar, alternierend mit den Zellgrenzen der oberen Häutungszone. *H<sub>1</sub>* in Bildung begriffene Hornschicht der neuen Epidermisgeneration. *StrM* Stratum Malpighii. *Z* kleine, dunkler gefärbte Zellen der basalen Schicht des Stratum Malpighii.

Fig. 38. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch die äußeren (*oHx*) und inneren (*uHx*) Häutungszone der Epidermis der Haftlappen nahe dem freien Schuppenrand: Übergang der kleinen Hautborsten zu den großen Büscheln der Haftlappen. Im oberen Teil der äußeren Häutungszone der Kern in körnchenreichem Cytoplasma, das in der mittleren Zelle ein krystalloidförmiges Granulum umschließt: seitliche Zellgrenzen als punktierte Linien, auch zwischen den Borsten kenntlich; innere Häutungszone mit

großwabigem Cytoplasma (Netz der Plasmafasern) durch deutliche, von Brücken durchsetzte Zellücken geschieden. Fixierung und Färbung wie in Fig. 37. 1360:1.

Fig. 39. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch den unteren Teile der Hornschicht der alten Epidermisgeneration, den oberen Teil der äußeren Häutungszellen und die angrenzenden Abschnitte der Haftborsten. Fixierung und Färbung wie in Fig. 37. 1360:1. *kH* kompakte Hornschicht. *l* lockere Hornschicht. *oHx* oberer Teil der äußeren Häutungszellen mit degeneriertem Cytoplasma, das in Vacuolen (*V*) die geschrumpften Kerne außerdem krystalloidführende Einschlüsse (*G*) enthält. *B* Enden der Haftbüschel.

Fig. 40. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch den kernhaltigen Teil der äußeren Häutungszellen parallel der Hautfläche geführt. Das degenerierte Cytoplasma enthält tief schwarze Einschlüsse und in Vacuolen die geschrumpften Kerne. Fixierung, Färbung wie in Fig. 37. 1360:1.

Fig. 41. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch die inneren Häutungs-  
zellen (*uHx*) und den anstoßenden Teil der äußeren. Die inneren Häutungs-  
zellen enthalten im basalen Teil, geschrumpft in einer Vacuole liegend, den  
Kern, ihr Cytoplasma ist wabig (Netz der Plasmafasern); die den äußeren  
Häutungszellen angehörigen, verbreiterten Basen der Haftbüschel (*B*), die  
ihre Zusammensetzung aus Epithelfasern erkennen lassen, dringen in die  
inneren Häutungszellen ein. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: Eisen-  
hämatoxylin. 1360:1.

Fig. 42. *Uroplatus fimbriatus*. Querschnitt durch die Haft-  
büschel der neuen Epidermisgeneration nahe der Basis; im Innern  
sind vereinzelte Fibrillen gefärbt. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung:  
Eisenhämatoxylin, Eosin. 1360:1.

Fig. 43. *Uroplatus fimbriatus*. Querschnitt durch die Haft-  
büschel der neuen Epidermisgeneration, teils noch unverzweigt  
(unterer Teil der Figur), teils im Beginn der Aufspaltung (oberer  
Teil der Figur). Fixierung: Eisessig-Sublimat, Färbung: DELAFIELD's  
Hämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. 1360:1.

Fig. 44. *Uroplatus fimbriatus*. Querschnitt durch die Haft-  
büschel im oberen Teil. Die Haftbüschel lassen sich gruppenweise in  
zwei polygonale Netze einordnen, von denen das rote den Grenzen der  
äußeren, das blaue denen der inneren Häutungszellen entspricht. Jede  
Zelle der einen Art überdeckt vier der anderen Art. Fixierung: Alkohol-  
Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin, Eosin. 1360:1.

Fig. 45. *Uroplatus fimbriatus*. Die gleiche Stelle wie in Fig. 44,  
aber bei höherer Einstellung gezeichnet. Die Aufspaltung der Haftbüschel  
hat ihren höchsten Grad erreicht, die Grenzen der inneren Häutungszellen  
treten zurück, die der oberen werden durch das Sichtbarwerden der Zell-  
wände deutlicher. Fixierung und Färbung s. Fig. 44. 1360:1.

Fig. 46. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch die Hautfalte am  
Kinn. Fixierung: Alkohol-Sublimat, Färbung: Resorcinfuchsin. ZEISS

Apochromat 8 mm und Komp.-Ok. 8. 350 : 1. *E* Epidermis. *Sep* Subepidermoidale Schicht. *K* straffes Corium. *F* subcutanes Füllgewebe mit zahlreichen Gefäßdurchschnitten; die blauschwarzen elastischen Fasern durchflechten ziemlich regellos das Füllgewebe, ziehen vielfach girlandenartig dem unteren Rand des straffen Coriums entlang und durchbrechen seine wagrechten Lagen, um subepidermoidal in Pinseln gegen die Epidermis auszustrahlen.

Fig. 47. *Uroplatus fimbriatus*. Schnitt durch die basalen Epidermiszellen (*E*), die subepidermoidale Schicht (*Sep*), das straffe Corium (*K*) und den anstoßenden Teil des Füllgewebes (*F*) von der Hautfalte am Kinn. Die blauschwarzen elastischen Fasern dringen aus dem Füllgewebe (*F*) in das Corium ein, gelangen mit dessen aufsteigenden Fasern in die subepidermoidale Schicht, wo sie pinselartig ausstrahlend dicht unter der kollagenen Grenzlamelle endigen. Fixierung und Färbung wie in Fig. 46. ZEISS Apochromat 2 mm, N. A. 1,30 und Komp.-Ok. 4. 640 : 1.

-----



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Die Histogenese der Flugmuskulatur der Dipteren.

Nach Beobachtungen an *Pachygaster meromelas* DUFOUR.

Von

**Siegfried Hänsel.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Friedrich-Wilhelms-Universität  
zu Berlin.)

Mit Tafel 37–39 und 18 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	465
Untersuchungsmethode . . . . .	467
Historischer Rückblick . . . . .	467
Die larvale Muskulatur des Mesothorax . . . . .	475
Die Lage der imaginalen Stränge . . . . .	476
Die Entstehung der Stränge . . . . .	478
Die Histolyse der larvalen Muskulatur . . . . .	486
Fortgang der Entwicklung der Flugmuskulatur . . . . .	495
Die Insertion der Muskeln . . . . .	498
Zusammenfassung . . . . .	500
Die Histogenese der Flugmuskulatur der Dipteren . . . . .	500

## Einleitung.

Gelegentlich einer Exkursion in den Grunewald bei Berlin Ende Oktober 1911 fand ich unter der Rinde kranker, von Borkenkäfern befallener Kiefern in größerer Anzahl eigentümliche Larven, die, da es trotz einiger Ähnlichkeit zweifellos nicht die Larven der schädlichen

Coleopteren waren, mein lebhaftes Interesse erweckten. Zu meiner Überraschung ergab die Untersuchung, daß es sich um Dipterenlarven handelte. Da die Tiere eine hemicephale Form darstellten, die sowohl von Systematikern wie Histologen nur stiefmütterlich behandelt worden sind, beschloß ich, eine eingehende Untersuchung vorzunehmen, und suchte zunächst die Art festzustellen. Leider waren anfangs alle Bemühungen vergeblich. Auch eine Anfrage im Zoologischen Museum blieb ergebnislos, obgleich das Tier scharenweise zu jeder Jahreszeit unter der Rinde fast jeder kranken Kiefer zu finden ist. Endlich führte eine Abbildung bei RÉAUMUR auf die richtige Spur; doch erst als ich durch Zucht die Imagines erhalten hatte, konnte das Tier definitiv als *Pachygaster meromelas* DUFOUR bestimmt werden.

Ein Zufall fügte es, daß die ersten Tiere, von denen ich Schnitte anfertigte, erwachsene Larven waren, welche schon die ersten Spuren von Metamorphose zeigten. Auf diesen Schnitten fielen mir mit Kernfarbstoffen sich stark färbende plasmatische Stränge auf, in denen zahlreiche kleine Kerne eingebettet waren, deren Bedeutung zunächst rätselhaft schien. Da sie aber auch in der Literatur Erwähnung gefunden haben, ohne daß ein Autor über sie ausführlichere Mitteilungen gemacht hätte, schien es mir eine vielversprechende Aufgabe zu sein, ihnen ein spezielles Studium zu widmen. So entstand die vorliegende Arbeit.

Ehe ich aber im einzelnen auf die besagten Bildungen eingehe, möchte ich einige ganz kurze Bemerkungen über die Imagines und Larven der untersuchten Art vorausschicken, da ich mir eine eingehende Darstellung der larvalen Organisation, besonders der sehr komplizierten Mundwerkzeuge und des nicht minder verwickelt gebauten Pharynx, an anderer Stelle vorbehalte.

### *Pachygaster meromelas* DUFOUR.

Syn.: *Nemotelus frontalis* OLIV.

*Sargus pachygaster* FALL.

*Pachygaster orbitalis* WAHLBERG

*Pachygaster argenteifer* JAENN.

Die zu den Stratiomyiden gehörige, von MEIGEN 1803 aufgestellte Gattung *Pachygaster* ist als solche leicht daran zu erkennen, daß von der Discoidalzelle drei Adern nach dem Flügelrand ausstrahlen, der Hinterleib kurz, fast kugelig, das Schildchen unbewehrt ist und von den Antennen das dritte Glied eine charakteristische kugelige Gestalt hat. Die Species *meromelas* entbehrt jeglicher schwärzlicher

Färbung an der Flügelbasis, die Flügel besitzen zwei Submarginalzellen, die distale Spitze der schwarzen Femora ist gelblich. Länge 3 mm.

Larve: Phot. 1. Hemicephal, Kieferkapsel, 3 Thoraxsegmente, 8 Abdominalsegmente. Körpergestalt gestreckt, dorsoventral abgeplattet. Kopf mit Augen und zweigliedrigen Fühlern. Stark chitiniertes Integument mit Borsten in regelmäßiger Anordnung. Prothorax mit kleinen seitlichen Stigmen. 8. Abdominalsegment dorsal am Hinterrand mit Querspalte, in welche die zwei Haupttracheenlängsstämme gemeinsam münden; ventral mit Längsspalte, die Aftermündung, vorn von geschweifter Querspalte begrenzt. Farbe je nach Alter hellgelb bis grauschwarz; Mundteile stets, Kieferkapsel und letztes Abdominalsegment oft rotbraun.

### Untersuchungsmethoden.

Als bestes Konservierungsmittel stellte sich nach mannigfachen Versuchen ein Alkohol-Sublimat-Eisessig-Salpetersäure-Gemisch heraus, das teils nach den Angaben von GILSON, teils in der Modifikation von PETRUNKEWITSCH warm angewendet wurde. Um ein genügendes Eindringen der Flüssigkeit zu ermöglichen, mußten die Larven zerschnitten werden. Beim Einbetten wurde als Intermedium zwischen Alk. abs. und Paraffin Cedernholzöl benutzt, da andere Mittel das Chitin derartig spröde machten, daß ein Schneiden unmöglich wurde. Auch dann noch wurden leicht durch abspringende Teile des sehr dicken Chitins viele Schnitte unbrauchbar. Es wurden ausschließlich Serien von meist 0,005 oder 0,0075 mm Dicke angefertigt. Da die Entwicklung sehr ungleichmäßig verläuft und eine Altersbestimmung unmöglich ist, mußten die Tiere wahllos geschnitten werden und war, um eine einigermaßen vollständige Entwicklungsreihe zu bekommen, eine große Anzahl Serien nötig. Die Färbung erfolgte vorzugsweise mit dem vorzüglichen Hämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsin-Gemisch nach VAN GIESON; doch wurde auch HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Orange-G verwendet.

### Historischer Rückblick.

Die Untersuchungen über die histologischen Vorgänge der Insectenmetamorphose, damit auch die Erforschung der Histogenese der Flugmuskeln, setzen 1864 ein mit den eingehenden Arbeiten WEISMANN's

über die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*.

WEISMANN glaubt den Ausgangspunkt der Histogenese der Flugmuskeln in den „Körnchenkugeln“ zu finden, deren Entstehung ihm nicht klar geworden ist. Er beschreibt sie als kuglige Gebilde, die von einer feinen Membran umgeben sind und in deren Innerem neben Fettropfen und Fettkörnchen kleine blasse Kugeln auftreten, deren Zahl immer mehr zunimmt und die Fettkörnchen allmählich verdrängt. In der neugebildeten Puppe treten in dieser flüssigen Fettmasse, welche die Bruthöhle erfüllt, feine blasse Stränge auf, die von Anfang an bestimmte Richtung und bestimmte Anheftungspunkte haben. Im jüngsten beobachteten Stadium bestand ein solcher Strang aus einer großen Menge unregelmäßig aufeinander gehäufter kleiner Kerne, welche in eine minimale Menge einer sehr blassen feinkörnigen Grundsubstanz eingebettet waren. Der Strang besaß eine zylindrische Form und war von einer zarten strukturlosen Hülle bekleidet. WEISMANN vermutet nun, daß diese Kerne identisch sind mit den blassen Kugeln in den Körnchenkugeln. Am 8. Tage bilden die Kerne Längsreihen, welche durch schmale Streifen homogener Grundsubstanz getrennt sind. Jede Reihe besteht aus mehrfach nebeneinander liegenden Kernen; jede Kernsäule liegt für sich in einer zylindrischen Lücke der Grundsubstanz. Die Weiterentwicklung der Muskeln beruht zunächst auf der fortdauernden Ablagerung von kontraktile Substanz um die Kerne. Einzelne eigentümlich umgebildete Kerne sollen durch Vermittlung von Ausläufern in Verbindung treten mit Tracheen, die sich außerhalb der Muskulatur entwickelt haben.

Eine ganz andere Darstellung über die Entstehung der Thoraxmuskeln gibt 2 Jahre später WEISMANN für *Corethra plumicornis*. Hier sind die imaginalen Thoraxmuskeln schon in der Larve erkenntlich. Sie bestehen aus Längs- und Quermuskeln. Erstere „entstehen aus zwei jeder Körperhälfte zukommenden feinen blassen Fäden, welche sich zwischen zwei Punkten der Epidermis ausspannen. Schon in ganz jungen Larven waren diese Fäden zu erkennen und bis kurz nach der dritten Häutung bleiben sie fast unverändert. Der eine von ihnen liegt nahe der Mittellinie des Rückens ... und besitzt eine ziemlich bedeutende Breite bei sehr geringer Dicke. Vorn und hinten fährt er in zwei Zipfeln auseinander, mittelst deren er der Hypodermis angeheftet ist. Der andere befindet sich mehr auf der Seite und zeigt eine spindelförmige Gestalt mit einfachen

Enden. Ueber den histologischen Bau ist in so früher Zeit noch wenig zu sagen, eine blasse homogene Grundsubstanz und wenige kleine Kerne lassen sich unterscheiden“. Beide Anlagen sind durch einen Querstrang verbunden. „In der Weiterentwicklung der Muskelanlagen ist zuerst die Längsspaltung der der Mittellinie zunächst gelegenen in zwei spindelförmige Hälften bemerkenswerth . . . Sie bestehen aus einer homogenen . . . Grundsubstanz, und einer großen Menge in sie eingebetteter kleiner Kerne.“ Aus ihnen bilden sich sämtliche längsverlaufenden Thoraxmuskeln der Imago. Die Stränge wachsen und nähern sich zylindrischer Form, die Zahl der Kerne nimmt zu. Jeder der drei Stränge teilt sich der Länge nach; die Spaltung beginnt in der Mitte und verlängert sich nach beiden Enden. Mit der Bemerkung, daß die übrigen Thoraxmuskeln sicherlich ebenso entstehen, schließt die Darstellung ab.

Wieder andere Beobachtungen hat GANIN 1877 an *Anthomyia* gemacht. Er leitet die Thoraxmuskeln von Zellen ab, die aus dem Mesoderm ausgewandert sind; unter Mesoderm versteht er das innere Blatt der zweiteiligen inneren Wand der Imaginalscheiben, so daß also in letzter Linie die Muskeln ectodermalen Ursprungs wären.

Eine ähnliche Angabe macht KÜNCKEL D'HERCULAIS 1875—1878 für die Volucellen in seiner im ganzen recht unklar gehaltenen Darlegung: „Les histoblastes ne sont point seulement les rudiments des téguments et des appendices, certaines cellules qu'ils renferment sont les germes des nouveaux muscles.“ Diese anfangs elliptischen Zellen vermehren sich und nehmen bald Spindelgestalt an. Sie sind umgeben „par une multitude de petits noyaux arrondis très rapprochés et disposés dans un blastème en lignes longitudinales et transversales à peu près régulières; ces noyaux remplis de granulations sont les myoplastes ou sarcoplastes des auteurs; sous ces myoplastes se trouvent les faisceaux primitifs enveloppés chacun par leur sarcolemme, dont les noyaux placés en série de distance en distance à la face interne se distinguent par leur forme comme par leur dimension des noyaux myoplastiques qui les recouvrent; ils sont elliptiques et leur diamètre est au moins trois fois plus grand. Mais chose essentielle, le tissu en voie de formation dont les myoplastes sont les éléments générateurs, déchiré, le sarcolemme rompu, le faisceau primitif se décompose en fibrilles, chaque fibrille ayant acquis déjà sa longueur définitive et conservant ses noyaux. Peu de temps après la sortie des cornes stigmatifères, la striation s'accuse, mais les noyaux ont disparu; la fibrille n'est plus qu'un cylindre régulier qui ne garde

aucune trace de son origine cellulaire.“ Während sich die Tracheen der Muskeln entwickeln, nehmen letztere ihre definitive Gestalt an, und „les myoplastes disparaissent“.

KÜNCKEL macht dann noch besonders darauf aufmerksam, daß die gleichzeitige Existenz der spindelförmigen Zellen, welche die Imagomuskeln bilden, und der Larvenmuskeln ein Beweis dafür wäre, daß letztere an der Bildung ersterer unbeteiligt sind.

1882 veröffentlichte VIALLANES seine sehr ausführlichen Untersuchungen über die Insectenmetamorphose. Er sieht den Ausgangspunkt für die Entstehung der Flugmuskeln, von denen er nur die Entwicklung der längsverlaufenden verfolgt hat, in Ansammlungen von Zellen, die durch eine Intercellularsubstanz getrennt sind. Sie sind umgeben von Bildungen der Fettzellen, welche den Muskelzellen zum Verwechseln ähnlich sehen sollen: „Pour quiconque ne serait pas prévenu, elles [mes observations personnelles] établiraient d'une manière presque indiscutable que les cellules musculogènes ne sont autres que ces éléments issus du corps adipeux et que je désigne sous le nom de granules.“ Im Innern dieser Zellenhaufen entstehen erst ein, dann zwei, schließlich sechs Flecken, welche allmählich in die Intercellularsubstanz übergehen, auf Querschnitten fein punktiert, auf Längsschnitten fein gestreift erscheinend. „Chaque tache est l'ébauche d'un faisceau; la substance contractile se constitue par suite d'une simple différenciation de la substance intercellulaire qui sépare les cellules musculogènes; les cellules musculogènes autour desquelles cette différenciation s'effectue deviennent les noyaux intercolumnaires.“ Entsprechend diesen Anlagen zerfällt das ganze Gebilde in die sechs horizontalen Flugmuskeln. Anfangs liegen aber noch die Muskeln horizontal in einer Reihe nebeneinander; indem sie eine Schwenkung von 90 Grad durchmachen, nehmen sie ihre definitive Lage in einer vertikalen Ebene übereinander ein.

Eine ganz kurze Notiz über unseren Gegenstand findet sich bei KOWALEVSKY 1887. Nach ihm stammt bei den Musciden das Mesoderm der Imago, welches auch die imaginalen Muskeln liefert, vermutlich von Wanderzellen ab, die sich öfters unter der Epidermis finden.

In eine neue Richtung gedrängt wurde 1889 das Problem durch die Ergebnisse von VAN REES an *Musca vomitoria*. Danach gehen nicht alle Larvenmuskeln zugrunde, sondern drei Paar Muskeln des Mesothorax bleiben erhalten. Bei einer jungen Puppe sind fast auf der ganzen Innenseite der drei Muskeln jeder Seite mesenchymatische Zellen angehäuft. Bei vollständiger Durchmusterung der Serie er-

gibt sich die Mesenchymmasse als ein längliches und plattes Band, in der Mitte breiter als an den Enden, schräg von hinten nach vorn und von außen nach innen an den drei Muskeln entlang verlaufend. Es beginnt hinten in unmittelbarer Nähe der Mesodermmasse der Flügelbasis, um mit seiner Hauptmasse nacheinander am linken, mittleren und rechten Muskel entlang zu verlaufen und neben diesem letzteren sein Ende zu erreichen. Die Kerne dieser Larvenmuskeln sind mehr oder weniger sphärisch geworden und haben sich von der Oberfläche des Muskels etwas entfernt. Die kontraktile Substanz erscheint deutlicher feinkörnig; die nicht differenzierten Protoplasmareste des Muskels scheinen sich mit diesem selbst vermischt zu haben; die Querstreifung ist verschwunden. Die Mesenchymzellen scheinen von der Masse dieser Zellen an der Flügelbasis nach dem Muskel hingewandert zu sein.

Auf einem älteren Stadium haben sich die Muskeln von der Epidermis losgelöst, sie sind allseitig von den Mesenchymzellen umwuchert. Die Muskelkerne liegen im Zentrum des Muskels. Der zu innerst gelegene Muskel zeigt den Beginn einer Zerteilung in zwei Massen, welche offenbar durch Vermittlung der Mesenchymzellen zustande kommt. Neben den unverändert gebliebenen Muskelkernen sieht man noch einige kleinere, welche mit den nächsten Mesenchymzellen nicht verwechselt werden können, weil sie stets durch eine Brücke der Muskelsubstanz von diesen getrennt sind. An eine Einwanderung von außen ist nicht zu denken. „Dagegen liegt der Gedanke äusserst nahe, dass wir es in den viel kleineren Kernen mit Teilungsprodukten der grossen Muskelkerne zu tun haben.“ Neben und an Stelle der bisherigen Kerne sind kleinere getreten, die mit geringem Zwischenraum longitudinal aneinander gelagert sind und zwischen denen höchstwahrscheinlich eine genetische Beziehung bestehen muß. Die Sehnen der Flugmuskeln entstehen durch starkes Verlängern der Epidermiszellen.

Der letzte Teil der Darstellung von VAN REES ist etwas unklar. So ist nicht deutlich gesagt, was eigentlich aus den Mesenchymzellen wird. VAN REES scheint dies selber nicht zu wissen; offenbar haben sie aber seiner Ansicht nach mit der Bildung der Flugmuskeln nichts zu tun. Dies muß man wenigstens annehmen, wenn er sagt, daß „sämtliche in den künftigen Primitivbündeln gelegenen Kerne von den ursprünglichen Kernen der einstigen Larvenmuskeln abstammen“, aber nicht von den Mesenchymzellen, von denen sie stets durch eine schmale Brücke getrennt bleiben.

Im Gegensatz hierzu lehnt 1890—1892 LOWNE, der *Calliphora erythrocephala* monographisch bearbeitete, sehr entschieden eine Beteiligung von larvalen Muskeln an der Bildung der imaginalen Flugmuskeln ab. Nach ihm stellen sich in der jungen Puppe die großen Thoraxmuskeln als sechs zarte Zellenstränge dar, deren Elemente „grow from the discs themselves“, und die in einem reichlichen Parablast, dem Blutgewebe WIELOWIEJSKI's 1886, dem hämosteatischen Gewebe GRABER's 1891, eingebettet sind.

Ein neues Moment wird von BERLESE 1901 in die Forschung hineingetragen. Bei *Diplosis buxi* läßt er die imaginalen Gewebe, besonders die Flugmuskeln, sich aus den Kernen der larvalen Fettzellen herausbilden, die sich mitotisch teilen.

1902 erschien die große Arbeit von VANEY über die Dipterenlarven und ihre Metamorphose, die aber zur Histogenese der Flugmuskeln nur wenig beiträgt. Bei *Chironomus* und *Simulia* stammen die Kerne der Thoraxmuskeln von Zellen ab, die aus den Imaginalscheiben ausgewandert, also ectodermalen Ursprungs sind. Dasselbe gilt für *Gastrophilus*; hier strecken sich diese Zellen in die Länge und werden dadurch zu Myocyten, die sich auf direkte Weise teilen, so ein „chapelet de noyau“ bildend. Die Teilkkerne stellen die imaginalen Muskelkerne dar.

Die ausführlichen Untersuchungen BERLESE's über das Verhalten der Muskeln der Dipteren während der Metamorphose kamen 1904 heraus. Bei *Calliphora erythrocephala* leiten sich die imaginalen Myocyten von den larvalen Muskelkernen ab, die sich amitotisch in später näher zu betrachtender Weise vermehren. Aus diesem Vorgang resultieren viele kleine Zellen, die „sarcociti“, welche durch geringe Gestaltsveränderungen zu typischen spindelförmigen Myocyten werden. Bei *Melophagus ovinus* und *Mycetophila* sp. ist der Vorgang derselbe. Bei allen drei Formen beschränkt sich die Bildung der Myocyten nicht auf die Puppenperiode, sondern erfolgt auch im Larvenstadium. „In questo caso le cellule muscolari proliferano in posto e danno origine a sarcociti, i quali, divenuti tosto miociti, abbandonano il muscolo e le sue vicinanze e si recano ai dischi immaginali, il cui ectoderma tappezzano internamente, formandovi così lo strato mesodermale.“

Zu recht abweichenden Resultaten kommt 1910 PÉREZ, der seine Untersuchung ebenfalls an *Calliphora erythrocephala* anstellte. Er bestätigt die Beobachtung von VAN REES, daß die Motoren der Flügel jederseits aus drei larvalen Muskeln hervorgehen, die homogen



werden. „En même temps les cellules mésodermiques situées à la base du bourgeon de l'aile prolifèrent et leur essaim gagne de proche en proche, en s'insinuant, ventralement, et surtout dorsalement, sous les téguments imaginaires, jusqu'au contact des muscles persistants.“ Diese Zellen sind echte Myoblasten. Das Sarcolemm der persistierenden Muskeln verschwindet, die Myoblasten dringen in sie ein und zerlegen sie in einzelne Portionen. Die homogen gewordenen Larvenmuskeln enthalten dann zwei Arten von Kernen, große und kleine. Die großen, die ursprünglichen Larvenmuskelkerne, „persistent . . . sans modification et les petits noyaux proviennent de l'immigration et de la fusion des myoblastes“. Sie vermehren sich caryokinetisch, so lange sie außerhalb der Larvenmuskelmasse sich befinden; wenn sie eingedrungen sind, wandern sie in die Achse und vermehren sich hier nur noch auf direkte Weise und zwar sehr schnell.

In ihrer Entwicklung gleichen also die Flugmuskeln allen übrigen imaginalen Muskeln, die durch Myoblasten erneuert werden. Sie unterscheiden sich nur durch das Überwiegen der imaginalen Bildungen gegenüber den erhaltenen larvalen und durch ihre Struktur. Die Myoblasten stellen embryonale mesodermale Zellen dar, die von Anfang an ihre Selbständigkeit haben und die nicht aus der Epidermis ausgewandert sind.

Über das Schicksal der larvalen Kerne dieser drei Transformationsmuskeln vermag PÉREZ keine bestimmten Angaben zu machen; einzelne von ihnen sind noch bei der Imago nachweisbar.

Fast gleichzeitig erschien die Arbeit von JUSBASCHJANZ, die nachembryonale Entwicklung der Stratiomyiden behandelnd. Unabhängig von PÉREZ hat er ebenfalls gefunden, daß jederseits drei larvale Muskeln den Ausgangspunkt der Bildung der imaginalen Flugmuskeln darstellen. Noch während des Larvenstadiums treten in diesen Muskeln Plasmainseln mit kleinen Kernen auf. Die Plasmamasse nimmt manchmal den ganzen peripheren Teil ein und bildet einen dicken U-förmigen Mantel um die kontraktile Substanz. Außer diesen dorsalen Transformationsmuskeln gibt es in der Larve noch zarte dorsoventrale Stränge. Es ist eigentlich nur ein Querstrang vorhanden, „der aber in seinem unteren Abschnitt in zwei Portionen zerfällt, von denen die eine vordere an der lateralen, die andere hintere mit der ersten sich kreuzende an der medialen Wand der Beinscheibe inseriert“. Ihre Entwicklung verläuft in derselben Weise wie die der Längsstränge, von dem Augenblick an, in welchem

sie einen mit Hämatoxylin tiefblau gefärbten, in ihrer ganzen Ausdehnung mit vielen kleinen Kernen versehenen Strang darstellen, und besteht zunächst in einem Dickenwachstum, worauf in ihnen mehrere Bildungszentren von kontraktile Substanz auftreten.

Auf jüngeren Stadien dagegen handelt es sich um sehr dünne, mit Eosin sich schwach färbende Fäden. Ihr oberer Teil besteht aus einer ziemlich homogenen Masse, die eine nur schwach ange deutete Längsfaserung zeigt. Von einer Querstreifung ist nichts zu erkennen. In ihm liegt ein großer Kern, der eine große Ähnlichkeit mit einem larvalen Muskelkern hat. Ein anderer großer Kern liegt im unteren Abschnitt des Stranges, und „sonst trifft man solche zwischen der großen Masse der kleinen Kerne nicht selten an“. Man muß annehmen, daß diese aus den großen Kernen durch Teilung entstanden sind; denn an ein Eindringen fremder Elemente von außen kann nicht gedacht werden. Es scheinen sich aber nicht alle großen Kerne aufzuteilen, denn man kann sie, wenn auch selten, in Puppenstadien beobachten. Indem die Vermehrung der Kerne in der Richtung von unten nach oben fortschreitet, wandelt sich der ganze Strang in ein mit kleinen Kernen dicht angefülltes Syncytium um. Hand in Hand geht das sehr bedeutende Dickenwachstum. Die dorsoventralen Stränge sollen besondere, sich schon embryonal anlegende Gebilde sein, die im Verlauf des Larvenlebens zur weiteren Entwicklung kommen.

Überblicken wir noch einmal kurz diesen historischen Abriß, so sind es nur VAN REES, PÉREZ und JUSBASCHJANZ, welche eine Beteiligung des larvalen Muskelsystems am Aufbau der imaginalen Thoraxmuskeln behaupten. Im übrigen werden als Ausgangspunkt der Entwicklung die verschiedensten Elemente angenommen, Körnchenkugeln (WEISMANN), die Produkte der Fettzellen (VIALLANES), mesodermale oder mesenchymatische Zellen, die von Imaginalscheiben abstammen, also ectodermalen Ursprungs (GANIN, KÜNCKEL D'HERCULAIS, LOWNE, VANEY), ebensolche Zellen, die aber von Anfang an als selbständige Elemente in der Leibeshöhle vorhanden sind, also mesodermaler Abstammung (KOWALEVSKY, PÉREZ), die Kerne der larvalen Fettzellen (BERLESE), die Kerne der larvalen Muskeln (VAN REES, BERLESE, JUSBASCHJANZ), in der Larve bereits vorhandene präformierte Anlagen (WEISMANN, JUSBASCHJANZ).

Ehe ich zur Darstellung der Entwicklung der Flugmuskeln bei *Pachygaster meromelas* übergehe, muß ich eine Topographie der lar-

valen Muskulatur des Mesothorax vorausschicken. Denn nur eine genaue Kenntnis derselben gestattet, die verschiedenen Bildungen, die der Gegenstand der vorliegenden Untersuchung sind, auf verschiedenen Entwicklungsstadien durch ihre Lagebeziehungen zu den Larvenmuskeln stets mit Bestimmtheit wiederzuerkennen.

### Die larvale Muskulatur des Mesothorax.

(Phot. 2 und 3, Textfig. A.)

Es lassen sich unterscheiden Längsmuskeln, Dorsoventral- und Schrägmuskeln; Ringmuskeln fehlen.

Dorsoventralmuskeln (*qm*). Die dorsale und ventrale Gelenkhaut wird verbunden durch ein Paar sehr kräftiger Muskelbänder, welche, intersegmental gelegen, Pro- und Mesothorax trennen. Ein gleiches Paar verbindet die Gelenkhaut zwischen Meso- und Metathorax. Weiter lateral, aber intrasegmental liegen dem Vorderende des Segments genähert jederseits vier dorsoventrale Muskeln; etwa in der Segmentmitte liegt lateral ein weiterer mächtiger Dorsoventralmuskel, dicht dahinter und außen davon ein sechster Quermuskel.

Längsmuskeln. Sie inserieren ausnahmslos vorn und hinten an der Segmentgrenze. Dorsal zerfallen die Longitudinalmuskeln in jederseits drei Gruppen. Die der Medianen zunächst liegende Gruppe, die mediale oder innere dorsale Gruppe (*il*), besteht aus einem unpaaren dorsalen Muskel und zwei kleineren paarigen ventralen Muskeln. Bei der mittleren dorsalen Gruppe (*ml*) vereinfachen sich die Verhältnisse insofern, als der ventrale Teil nur aus einem Muskel besteht. Die äußere laterale Gruppe endlich besteht aus zwei nebeneinander gelegenen Longitudinalmuskeln (*äl*).

Ventral lassen sich jederseits der Medianen ebenfalls drei Längsmuskelgruppen unterscheiden. Die mittlere und laterale Gruppe besteht aus je einem Paar übereinander liegender Muskeln, die mediale nur aus einem Längsmuskel.

Schrägmuskeln. Sie lassen sich einteilen in solche, welche an der gelenkigen Verbindung zwischen zwei Segmenten beginnen und enden, und solche, welche zwar ebenfalls an der Gelenkhaut ihren Ursprung nehmen, aber innerhalb des Segments am Integument inserieren oder umgekehrt. Von ersteren sind vier vorhanden; die zwei dorsoventralen Schrägmuskeln (*dv*) inserieren an der Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax am weitesten lateral; sie durch-

ziehen das Segment und enden ebenso lateral, aber an der ventralen Gelenkhaut. Das ventrodorsale Schrägmuskelpaar (*vd*) inseriert vorn in ganz entsprechender Weise und endet naturgemäß an der dorsalen Gelenkhaut zwischen Meso- und Metathorax. Diese beiden Schrägmuskeln kreuzen sich also und zwar so, daß der rostral und ventral entspringende medial vom rostral und dorsal beginnenden Schrägmuskel liegt. Im vorderen Teil ihres Verlaufes machen sie den Eindruck von Längsmuskeln; erst etwa in der Segmentmitte biegen sie ab, um allmählich an Umfang zunehmend mit breiter Basis zu inserieren.

Von den intrasegmental beginnenden oder endenden Schrägmuskeln sind folgende zu nennen: 1. vorn an der dorsalen Gelenkhaut entspringen zwei Paar; das innere (*is*) jederseits zwischen der inneren und mittleren dorsalen Längsmuskelgruppe beginnend, endet dorsal etwa in der Mitte des Segments; das äußere (*äs*), welches die mittlere und äußere Longitudinalmuskelgruppe trennt, inseriert mit dem hinteren Ende dorsal etwas hinter der Segmentmitte. 2. Vorn an die ventrale Gelenkhaut setzt sich jederseits nur ein Schrägmuskel (*vs*) zwischen der inneren und mittleren Längsmuskelgruppe an, um in zwei Äste gegabelt ventral an der Epidermis weit vor der Segmentmitte zu enden. 3. Dorsal und lateral kurz hinter der Segmentmitte inseriert am Tegument ein Schrägmuskel (*ls*), welcher ventral und lateral an der Grenze zwischen Meso- und Metathorax endet.

### Die Lage der imaginalen Stränge.

(Fig. A.)

Um zunächst eine Vorstellung der Verhältnisse bei *Pachygaster* zu geben, beginne ich mit einer Darstellung des Verlaufes der Anlagen der imaginalen Muskulatur einer überwinternden, Anfang Dezember getöteten Larve. Denn wie bei *Corethra* und *Stratiomys* sind schon bei der Larve bedeutende Anlagen der Flugmuskeln vorhanden und haben bei dem nachfolgend beschriebenen Stadium schon eine ziemliche Entwicklung erreicht. Sie erscheinen auf Schnitten als sofort in die Augen fallende, mit Hämatoxylin stark gefärbte Flecken oder Stränge. Ihr Verlauf ist nur mit großer Mühe durch Kombination der Schnitte einer Serie festzustellen. Dabei ergibt sich, daß im wesentlichen die Anlagen sich jederseits aus drei dorsalen Strängen zusammensetzen, die an mehreren Stellen

sich vereinigen, um, wieder zu zwei Strängen gesondert, an verschiedenen Stellen der Beinscheibe zu inserieren.

Die drei Äste, welche dorsal entspringen, lassen sich unterscheiden als medialer (*C*, Phot. 3), mittlerer (*D*, Phot. 3, 11) und lateraler (*E*, Phot. 5, 11) Ast. Der mediale setzt sich wieder aus zwei Wurzeln zusammen; von diesen inseriert die eine an der Epidermis der Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax (*C* 4, Phot. 2, 3, 4): die

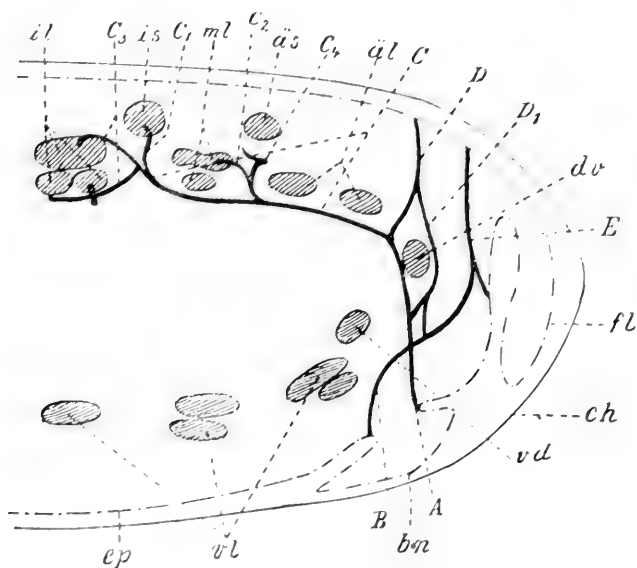


Fig. A.<sup>1)</sup>

Querschnitt durch den Mesothorax einer Larve von *Pachygaster meromelas* kurz vor der Verpuppung. Schema des Verlaufes der imaginalen Muskelanlagen der einen Seite. Chitin: einfache Linie, Epidermis: Strichpunktlinie, Muskelanlagen: fette Linie. ca. 115:1.

andere ist das Produkt von drei kräftigen Muskelanlagen, die sich an das Sarcolemm von larvalen Muskeln anheften, und zwar des medialen Schrägmuskels (*C* 1, Phot. 3) und der medialen Längsmuskelgruppe, diese hufeisenförmig umschließend (*C* 3, Phot. 4). Endlich hat dieser dorsale Teil noch eine Verbindung (*C* 2, Phot. 4) mit dem oberen Muskel der mittleren Längsmuskelgruppe.

1) Die leicht schematisierten Textfiguren sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat angefertigt. Die Erklärung der Buchstaben siehe am Schlusse dieser Arbeit bei Erklärung der Abbildungen.

Der mittlere Hauptast (*D*, Phot. 3, 11) hat, wie auch der laterale (*E*, Phot. 11), nur je eine Wurzel, in beiden Fällen an der dorsalen Epidermis, wobei der äußere Ast stark lateral und am weitesten hinten entspringt, der mittlere weiter median, an der inneren Seite der Quermuskulatur, und etwas weiter vorn.

Wie erwähnt, enden die Muskelanlagen an der in diesem Stadium bereits ausgestülpten Beinanlage in zwei Strängen: der vordere (*A*, Phot. 2, 3) heftet sich der Basis der Epidermis außen lateral an, der hintere (*B*, Fig. B, C) endet ebenso an der Basis innen lateral.

Soweit läßt sich der Verlauf der Stränge durchaus zweifelsfrei verfolgen. Wie dagegen die drei dorsalen Wurzeln sich teilen in der Bildung der zwei ventralen Endigungen, kann auf dieser Entwicklungsstufe nicht mehr entschieden werden. Die genaue Feststellung des Verlaufes stößt deswegen auf so große Schwierigkeiten, weil oberhalb und unterhalb des dorsoventralen Schrägmuskels die einzelnen Stränge vielfach miteinander in Verbindung stehen, so daß dieser Muskel ringförmig von den Anlagen umgeben ist.

Eine Verbindung zwischen den Anlagen der rechten und linken Seite besteht nicht.

Über ihren histologischen Bau kann ich nicht mehr sagen als WEISMANN und JUSBASCHJANZ. Sie bestehen aus einer blassen, mitunter schwache Längsstreifung zeigenden, protoplasmatischen Grundmasse, in der sehr viel kleine sich stark färbende Kerne eingebettet sind (Phot. 4).

### Die Entstehung der Stränge.

Von dem vorher beschriebenen Stadium vorwärts- und rückwärtsgehend, habe ich die ganze Entwicklung feststellen können. Doch schlage ich im folgenden diesen Weg nicht ein, sondern beginne mit meinen Beobachtungen über die erste Entstehung der Anlagen.

Anlage *A* und *B*. Die Bildung der vorher als *A* und *B* bezeichneten Muskelstränge geht aus von blassen, großen, runden Zellen (*ez*, Fig. B, C; Phot. 5) mit schaumigem Plasma und kreisrundem Kern; sie liegen bei den jüngsten untersuchten Larven der ventralen Epidermis dicht an, an den Stellen, wo später die Beinanlagen entstehen. Über ihre Herkunft könnte nur eine embryologische Untersuchung einwandfrei Auskunft geben. Diese Zellen legen sich reihenförmig aneinander und verschmelzen mit ihrem Plasmakörper zu den charakteristischen blassen Strängen mit darin

liegenden Kernen (*mb*, Fig. C; Phot. 5), die besonders in den etwas angeschwollenen Enden liegen, mit denen sie dorsalwärts wachsen; es gibt zwei derartige Stränge; der eine (*A*, Phot. 5) legt sich außen lateral an die Beinscheibe an, von dieser aber anfangs durch

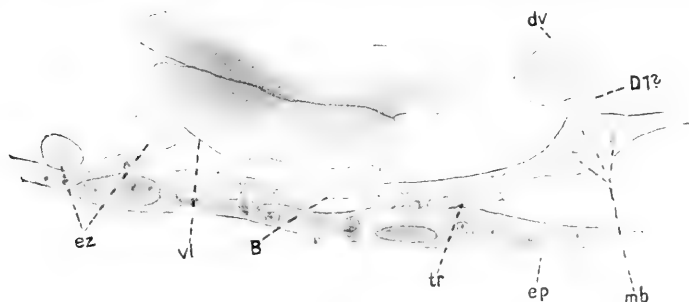


Fig. B.

Querschnitt durch den Mesothorax einer jungen Larve. Entstehung des ventralen Teils des hinteren dorsoventralen Stranges (*B*) der rechten Seite. 500:1.

die Basalis der Epidermis scharf getrennt, und wächst senkrecht nach oben, mediäl vom dorsoventralen Muskel, teilt sich und liefert Strang *C* und *D*. Der zweite Strang beginnt mit auffallend breiter Basis; er hat seine Anheftungsstelle innen lateral und weiter hinten an der Beinscheibe (*B*, Fig. B, C), er liefert Strang *E*.

Wenn die Beinanlagen bereits ausgestülpt sind, verliert *C* den Zusammenhang mit *A*, welches allein die In-

sertion an dem vorderen, äußeren, lateralen Rand der Beinscheibe übernimmt, außerdem aber, wie es scheint, mit den Zellhaufen im Innern der Beinanlage in Verbindung tritt, so auch das Mesoderm der Beinscheiben liefernd.

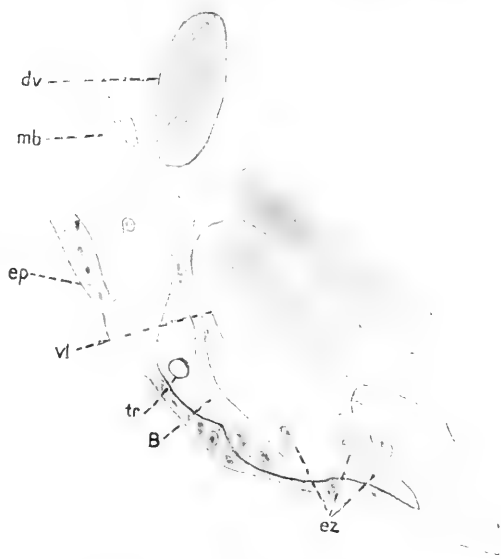


Fig. C.

Wie Fig. B. Linke Seite. 500:1.

Auf welche Weise die Kerne innerhalb der Stränge sich vermehren, kann ich mit Bestimmtheit nicht angeben. Mitunter glaubte ich Mitosen beobachten zu können, doch waren die Bilder nie so deutlich, daß ich mit Sicherheit eine caryokinetische Vermehrung behaupten könnte; oft sieht man auch zwei Kerne ganz eng benachbart liegen, so daß ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden wahrscheinlich ist (Fig. B).

Wie erwähnt, sind der innere (*C*) und mittlere (*D*) Strang aus der vorderen ventralen Anlage *A* durch Teilung hervorgegangen. Während aber *D* den Zusammenhang mit *A* behält und seine direkte Fortsetzung bildet, biegt *C* scharf nach innen um, läuft an der Innenseite der dorsalen larvalen Muskulatur entlang (Phot. 3, 4) und endet in verschiedener Weise, so daß die einzelnen Zweige getrennt behandelt werden müssen. Als Ersatz für die verlorene Verbindung mit *D* legt sich Strang *C* dem äußersten dorsalen longitudinalen Larvenmuskel eng an und findet so vielleicht einen neuen Halt.

Anlage *C1*. Der Strang endet am Sarcolemm des inneren dorsalen intrasegmentalen Schrägmuskels, etwa 0,015—0,03 mm vor der hinteren Insertion des Schrägmuskels, bei jüngeren Entwicklungsstadien dieser näher, bei älteren auch weiter entfernt, ferner 0,02—0,04 mm vor *C3*.

Der Strang wächst auf den Muskel zu, während dieser ihm eine Vorwölbung des Sarcolemms entgegenschießt (Fig. D). In dieser



Fig. D.

Querschnitt durch den inneren dorsalen Schrägmuskel einer jungen Larve. 500:1.

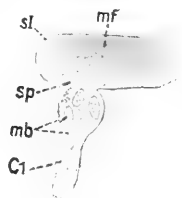


Fig. E.

Wie Fig. D. Myoblasten im Begriff der Einwanderung. 500:1.

Wölbung liegt immer ein Muskelkern, von wenig Sarcoplasma umgeben. Dieser Kern ist es wahrscheinlich, welcher auf den Strang den richtenden Einfluß ausübt. Dann setzt sich das Sarcolemm in Verbindung mit der Anlage, indem es sich vom Muskel abhebt und mit ihr verschmilzt. An dieser Stelle ist das Sarcolemm nicht mehr nachweisbar. Damit ist eine offene Verbindung mit dem kernhaltigen Histoblasten geschaffen, die anfangs äußerst zart ist (*C1*, Phot. 6, 7),



aber bald größer wird (Fig. E). Die Zahl der Kerne nimmt inzwischen immer mehr zu, sie wollen in den Muskel eindringen, doch ist die Verbindung noch zu schmal, es entsteht daher eine kolbige Anschwellung (*C 1*, Phot. 6, 7), bis es schließlich ihnen gelingt, den Zugang zu dem Muskel genügend zu erweitern und in ihn einzudringen (*C 1*, Phot. 8). Von der Stelle des Eindringens aus verbreiten sie sich sehr schnell nach vorn und hinten im Muskel, dessen hinteres Ende, dem sie ja von Anfang an viel näher sind, sie schneller erreichen als das vordere, so daß in seinem vorderen Teile der Muskel noch ein ziemlich unverändertes Aussehen haben kann, während er hinten fast völlig von den imaginalen Kernen erfüllt ist, die im allgemeinen eine peripherische Anordnung erkennen lassen.

Es ist zu betonen, daß die Kerne immer nur an einer einzigen Stelle eindringen, die nur auf ein bis zwei Schnitten sichtbar ist. Vor und hinter dieser Stelle ist das Sarcolemma völlig intakt, so daß das plötzliche Auftreten der imaginalen Kerne im Larvenmuskel ganz rätselhaft erscheinen müßte, wenn, sei es durch einen Fehler in der Schnittserie, sei es durch flüchtiges Durchmustern der Präparate, diese unscheinbare Stelle, welche allein die Herkunft der zahlreichen Kerne erklären kann, sich der Beobachtung entzieht.

Anlage *C 2*. Die Endung *C 2* an der mittleren dorsalen Längsmuskelgruppe bietet sehr eigenartige Verhältnisse. Der untere Muskel ist in keiner Weise an der Metamorphose beteiligt. Der obere zeigt schon sehr früh das Bestreben, in zwei gleich starke Teile der Länge nach zu zerfallen, besonders in seinem hinteren Teil. Der Zerfall wird offenbar dadurch veranlaßt, daß die larvalen Muskelkerne dreieckige Gestalt annehmen, mit der einen Spitze tief in den Muskel einschneiden und so die kontraktile Substanz spalten (Fig. F). Später nimmt der Muskel an Volumen stark ab, in seinem hinteren Teil vor allem die medial gelegene Hälfte (*i*, Phot. 8), welche mit der äußeren Hälfte (*ii*, Phot. 8) nur noch durch eine ganz schmale Brücke in Verbindung steht. In die laterale Hälfte, welche allein mit dem Strang in Verbindung tritt, wandern wiederum zahlreiche kleine imaginale Kerne ein, welche von der Verbindungsstelle sich ein kurzes Stück nach vorn erstrecken, nach hinten aber fast die Insertion des Muskels erreichen. Die Kerne sind auf aus dem Strang *C* eingewanderte Kerne zurückzuführen. Im vorderen Teil des metamorphosierten Muskels nehmen sie nur die Peripherie ein (*mb*, Phot. 6, Fig. G); in seinem hinteren Teil zeigt er mitunter

eine Verbindung mit der hinteren Partie von *C 3*, so daß möglicherweise eine Verschmelzung mit *C 3* stattfindet.

Anlage *C 3*. An Stadien, wo der Strang an der medialen dorsalen Muskelgruppe überhaupt noch fehlt, kann man sehen, daß

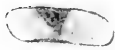


Fig. F.

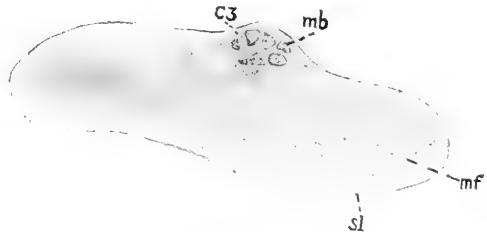


Fig. H.

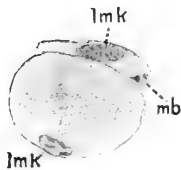


Fig. G.

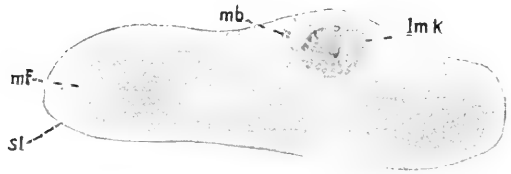


Fig. J.

Fig. F. Querschnitt durch einen Larvenmuskel, dessen einer Kern von dreieckiger Gestalt tief in die kontraktile Substanz einschneidet. 500:1.

Fig. G. Querschnitt durch die mittlere dorsale Längsmuskelgruppe. 500:1.

Fig. H und J. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch den oberen Muskel der medialen dorsalen Längsmuskelgruppe. Imaginale Myoblasten dringen in den Muskel ein; an dieser Stelle ist das Sarcolemm verschwunden. 500:1.

an den Stellen, wo er später berührt, larvale Kerne liegen (*lmk*, Fig. J). Von der Verbindungsstelle mit dem oberen unpaaren Muskel setzt sich der Strang ein kurzes Stück nach vorn und ein wenig weiter nach hinten fort, ist aber auch hier nur noch auf einigen Schnitten bemerkbar. Soweit er innerhalb des Muskels verläuft, verdrängt er die Myofibrillen, so daß er zum Teil in einer Ausbuchtung der kontraktilen Substanz liegt (Fig. H). Die Verbindung des Stranges mit den unteren Muskeln ist meist einige Schnitte weiter hinten. Mit dem inneren unteren Muskel ist sie meist sehr schwach und kann gelegentlich sogar ganz fehlen. Die Art und Weise, wie sich der Strang mit dem Muskel in Verbindung setzt, ist dieselbe wie vorher, d. h. das Sarcolemm des larvalen Muskels schickt der imaginalen Anlage einen Vorsprung entgegen, mit welchem der Strang verschmilzt. Seine Verbindung mit den drei Muskeln ist durchweg

auf ganz kurze Strecken beschränkt; er ist gleichsam nur in ihnen verankert, indem er in sie kurze Fortsätze hineinschickt. Bemerkenswert ist noch, daß von dem unteren äußeren Muskel der Strang rückwärts verläuft, erst dem Sarcolemm entlang (*mb*, Fig. K), dann von diesem sich ablösend und an Volumen ständig abnehmend frei durch die Leibeshöhle bis zur Segmentgrenze, wo er wahrscheinlich sich mit der Epidermis verbindet.

Anlage *C4*. Endlich ist dorsal noch ein weiterer Strang zu beobachten, der aber zur larvalen Muskulatur keine Beziehung zeigt. Die Verbindung mit dem wagerechten Teil des Hauptstranges *C* befindet sich etwa in der Höhe von *C3* (Phot. 3, 4). Es handelt sich in *C4* um einen Strang, welcher seinem Verlauf nach einem dorsalen Längsmuskel ähnelt, indem er wie dieser den größten Teil des Mesothorax durchzieht; dabei schmiegt er sich in seinem mitt-

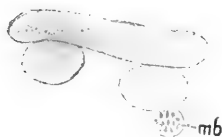


Fig. K.

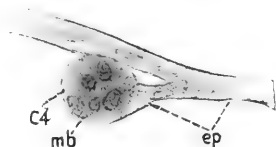


Fig. L.

Fig. K. Querschnitt durch die mediale dorsale Längsmuskelgruppe. 230:1.

Fig. L. Querschnitt. Der rein imaginale Teil des medialen, dorsalen Stranges *C4* setzt sich in Verbindung mit der imaginalen Epidermis. 500:1.

leren Teil dem oberen Muskel der mittleren Längsmuskelgruppe eng an (Phot. 4). Vorn wie hinten setzt sich der Strang mit der Epidermis in direkte Verbindung, nachdem er sich in mehrere Zipfel aufgelöst hat. Der Anfang liegt oberhalb des medialen dorsalen Schrägmuskels, sein Ende neben der Insertion des zweiten Dorso-ventralmuskels, in der Mitte, da etwa, wo er in Verbindung mit dem Hauptstrang steht, ist er am mächtigsten, nach beiden Enden, besonders aber nach vorn, nimmt er an Dicke bedeutend ab.

In seiner Entstehung dürfte er sich von dem Hauptstrang ableiten, indem er aus diesem nach vorn und hinten hervorwächst; dafür sprechen die Tatsachen, daß er überhaupt noch fehlt, wenn der Hauptstrang *C* selber noch sehr schwach entwickelt ist, daß er da, wo er mit diesem zusammenhängt, am stärksten ist, nach beiden Enden aber sich schnell verjüngt, endlich, daß er sich zweifellos an seinen Enden erst sekundär mit der Epidermis in Verbindung setzt, indem diese ihm Protrusionen, in welchen Epidermiskerne liegen

können, entgegenschickt (Fig. L). Bemerkenswert ist noch, daß die Insertion bereits an der imaginalen Epidermis stattfindet, welche sich inzwischen stark entwickelt hat und fast den ganzen dorsalen Teil des Segments einnimmt. Gelegentlich zeigt der Strang in der Nähe seiner Insertion noch weitere Verbindungen mit der Epidermis, entsprechend seinem später erfolgenden bedeutenden Dickenwachstum.

Anlage *D*. Die mittlere dorsale Wurzel entsteht gemeinsam mit der inneren, indem sie sich von dieser in der Höhe und medial des dorsoventralen Schrägmuskels abspaltet. Sie verläuft dann zwischen dem äußersten Längsmuskel und dem eben erwähnten dorsoventralen Muskel hindurch, gelangt so an den innersten Quermuskel und wächst an dessen Außenseite entlang bis an die dorsale Epidermis, an welche sie sich unmittelbar neben der Insertion des Quermuskels ansetzt, aber durch die Basalmembran von der Epidermis getrennt bleibt (Fig. M). In entwickeltem Zustand zeigt die



Fig. M.

Der mittlere dorsale Strang verbindet sich mit der Epidermis. 500:1.

Anlage eine Verbindung mit dem Lumen der Beinscheibe, aus welcher Verbindung die Muskulatur der Extremitäten hervorgeht, die hier nicht weiter interessiert; ferner umgibt ein Seitenzweig den dorsoventralen Schrägmuskel auch von außen (*D 1*, Phot. 11), der somit von imaginalen Muskelanlagen ringförmig eingeschlossen wird. Dieser Ast entsteht vermutlich als ein Seitenzweig des Stranges *B*, der erst sekundär mit *D* oberhalb des dorsoventralen Schrägmuskels sich verbindet (*D 1*, Fig. B).

Anlage *E*. Besondere Verhältnisse zeigt wieder der äußerste Strang *E*. Er beginnt dorsal an der imaginalen Epidermis dicht hinter dem dorsalen Ende von *D*. Im allgemeinen verläuft er der Körperwand genähert abwärts (Phot. 9, 10, 11), geht eine zweite Verbindung mit der Epidermis unterhalb der Flügelanlage ein (Phot. 11), hat dann eine breite Verbindung mit *A-D* seitlich und unterhalb des dorsoventralen Schrägmuskels und endet mit breiter Ansatzstelle hinten und innen an der Beinscheibe als Strang *B* (Fig. B, C).

Seiner Beschaffenheit nach unterscheidet sich der obere Abschnitt zwischen dorsaler und lateraler Insertion von dem unteren zwischen lateraler und ventraler Ansatzstelle. Während letzterer Teil dieselbe Struktur und dieselbe Entstehungsgeschichte hat wie

die übrigen Anlagen und mit dem Strang *B* identisch ist, enthält der obere Abschnitt keine kleinen imaginalen Kerne, sondern zwei größere, schmale, langgestreckte, welche übereinander liegen und wie larvale Muskelkerne aussehen (*lmk*, Phot. 9, 10). Ferner ist die dorsale Insertion sehr auffällig (Phot. 10). Während bei allen anderen Strängen sie dorsal wie ventral entweder von der Epidermis durch die Basalmembran getrennt ist oder aber, wie bei *C4* (Fig. L), morphologisch wie im färberischen Verhalten die sekundäre Entstehung der Insertion deutlich hervortritt, geht hier der ungewöhnlich deutlich längsgefaserte Strang kontinuierlich in die Epidermis über, indem die feinen fädigen Elemente büschelförmig auseinanderstrahlen, ja diese Fasern setzen sich sogar direkt an das Körperchitin an, während seitlich davon die Epidermis sich vom Chitin abgehoben hat.

Auf einem späteren Stadium hat sich der obere Teil in zwei Stränge gespalten (Phot. 11), die durch Plasmabrücken mehrfach noch in Verbindung stehen; der äußere Zweig allein setzt sich auch lateral an die Epidermis an, der innere geht unmittelbar in den ventralen Teil *B* über.

Bei jüngeren Larven ist von dem oberen Teil noch nichts zu sehen; der untere Teil ist dagegen schon vorhanden und endet mit der schon bekannten verdickten Spitze zwischen der larvalen Quermuskulatur. An der Stelle, wo man den oberen Teil vermuten würde, liegt der hinterste Quermuskel, an dessen lateraler Peripherie seine zwei einzigen Kerne übereinander liegen.

Dies sind leider die drei einzigen Stadien, welche mir über den Strang *E* im Mesothorax zur Verfügung stehen. Die Lücken, die zwischen ihnen vorhanden sind, lassen sich in glücklicher Weise ausfüllen durch Beobachtungen am Metathorax. Es muß eingeschaltet werden, daß hier die imaginalen Kernstränge zum Teil ebenfalls vorhanden sind, daß sie, anfangs wenigstens, dieselbe Entwicklung einschlagen wie im Mesothorax. Hier konnte ich nun beobachten, wie der Strang *B* sich mit dem äußersten larvalen Quermuskel ebenso in Verbindung setzt wie etwa die Stränge *C* im Mesothorax, d. h. durch eine Vorwölbung des Sarcolemms, in welcher ein larvaler Muskelkern liegt (*lmk*, Phot. 12). Auf einem weiteren Stadium endlich nimmt dieser Quermuskel im Metathorax (*qm*, Phot. 13) genau dieselbe Lage ein wie der obere Teil der Anlage *E* im Mesothorax (*E*, Phot. 11), und in diesem Muskel liegen, genau wie im Mesothorax, die beiden larvalen Muskelkerne übereinander.

Aus der Kombination dieser Beobachtungen geht mit Sicherheit hervor, daß die fragliche obere Partie von *E* nichts anderes ist als der Rest eines larvalen Dorsoventralmuskels. Nunmehr erscheint auch die eigenartige dorsale Endigung der Anlage nicht mehr verwunderlich, denn sie ist die etwas veränderte Sehne des Muskels, die sich direkt an das Chitin ansetzt und seitlich kontinuierlich in das Epiderm übergeht. Es gibt also bei den Dipteren nicht nur dorsale longitudinale Transformationsmuskeln, sondern zum mindesten auch einen dorsoventralen Muskel, der an der Bildung der imaginalen Flugmuskeln beteiligt ist.

Mit vorangehender Darstellung ist bereits die Entwicklungsstufe, die den Ausgangspunkt der Untersuchung bildete, überschritten. Stellen wir noch einmal fest, daß nunmehr dorsal eine Anzahl mehr oder weniger langer Stränge vorhanden ist, die durch einen Querast *C* verbunden sind. Von diesen sind die Anlagen *C1*, *C2*, *C3* unter von *C1* bis *C3* abnehmender Beihilfe larvaler Längsmuskeln entstanden, während *C4* eine rein imaginale Bildung ist. Von den dorsoventralen Strängen ist *A-D* rein imaginal, *B-E* teils imaginalen, teils larvalen Ursprungs und in zwei Stränge gespalten, von denen der äußere die ventrale Epidermis nicht erreicht, sondern lateral unterhalb der Flügelanlage inseriert.

Sollen die Anlagen weiter wachsen können, so müssen zunächst die larvalen Muskeln verschwinden. Damit kommen wir auf die Histolyse zu sprechen.

### Die Histolyse der larvalen Muskulatur.

Die Ansichten über die Histolyse der Larvenmuskeln gehen weit auseinander. Während die älteren Autoren (WEISMANN, 1864 und 1866, KÜNCKEL D'HERCULAI, 1875/1878) sich mit der Feststellung der Tatsache begnügen, daß die Larvenmuskeln verschwinden, entbrennt der Kampf um das Problem mit den Untersuchungen METSCHNIKOFF'S 1883 über die intracelluläre Verdauung der wirbellosen Tiere. Auf der einen Seite stehen die unbedingten Anhänger der Phagocytose, welche die Beseitigung der larvalen Organe der zerstörenden und verdauenden Tätigkeit der Leucocyten zuschreiben (KOWALEVSKY, 1887; VAN REES, 1889; LÖWNE, 1890/1892; ANGLAS, 1901; KELLOGG, 1901; MERCIER, 1906; PÉREZ, 1910), auf der anderen

Seite eine ebenso entschiedene Ablehnung jeder vernichtenden Tätigkeit der Leucocyten als Phagocyten (GANIN, 1877; VIALLANES, 1882; KOROTTNEFF, 1892; KARAWAIEW, 1898; LA TERRE, 1899; KELLOGG, 1901; ANGLAS, 1902; BREED, 1903; P. SCHULZE, 1911) und dazwischen eine Reihe Autoren, die in lückenloser Abstufung zwischen beiden Extremen zu vermitteln suchen, indem sie den Leucocyten einen sekundären Einfluß auf die Histolyse in höherem oder geringerem Grade zugestehen (BRUYNE, 1898; NÖTZEL, 1898; VANEY, 1902; ENRIQUES, 1902; BERLESE, 1904; SCHUCKMANN, 1909).

Was nun die Histolyse der kontraktilen Substanz der Muskeln bei *Pachygaster* anbetrifft, so ist schon deswegen eine Phagocytose ausgeschlossen, weil in der Leibeshöhlenflüssigkeit außer den indifferenten Zellen an der Basis der Imaginalscheiben überhaupt keine geformten Elemente vorkommen, wie ja auch das Fehlen von Leucocyten bei Chironomiden (VANEY, 1900) und *Mycetophila* (BERLESE, 1904) bekannt ist. Die Histolyse besteht also in einem allmählichen Auflösen. Das Resultat dieses Vorganges ist eine feinkörnige Masse (*p*, Phot. 11, 14a), die schon oft beobachtet wurde. Anfangs nimmt sie noch ungefähr den Raum des ehemaligen Muskels ein (*p*, Phot. 10, 14a), verschwindet aber allmählich, indem sie sich ganz auflöst und das Baumaterial für die neu zu bildenden Organe, vor allem die mächtigen Flugmuskeln, abgibt. Im übrigen kann die Histolyse der Myofibrillen in sehr verschiedener Weise erfolgen. Häufig werden die larvalen Muskeln durch tief einschneidende Muskelkerne von dreieckiger Gestalt zerspalten (Fig. F); es können Risse auftreten, welche ebenfalls eine Zerlegung in Längsstränge herbeiführen; der Auflösung kann das Schwinden der Quer- und Längsstreifung vorausgehen; die Histolyse kann gleichzeitig an der gesamten Peripherie (*qm*, Phot. 13) einsetzen und nach der Mitte zu gleichmäßig fortschreiten; sie kann an einem Ende beginnen (*qm*, Phot. 10) und nach der anderen Insertion zu fortschreiten, kurz, eine Gesetzmäßigkeit läßt sich nicht feststellen, wenn es auch denkbar wäre, daß ein und derselbe Muskel stets in derselben Weise verschwindet. Doch habe ich auf diesen Punkt nicht mein Augenmerk gerichtet.

Viel schwieriger wird die Untersuchung, wenn wir uns nun mit dem Schicksal der Larvenmuskelkerne beschäftigen. Über diesen Punkt herrscht ebenfalls die größte Meinungsverschiedenheit. Eine Anzahl Autoren läßt die larvalen Muskelkerne, sei es durch Phagocytose, sei es auf irgendwelche andere Weise zugrunde gehen (WEIS-

MANN, 1864; GANIX, 1877; KOWALEVSKY, 1887; LOWNE, 1890 1892; BRUYNE, 1898; KARAWAIEW, 1898; NÖTZEL, 1898; LA TERRE, 1899; KELLOGG, 1901; PÉREZ, 1903; VANEY, 1902; MERCIER, 1906; P. SCHULZE, 1911); die meisten äußern sich über die Frage mit größter Vorsicht, nicht wenige weisen ihnen noch weitere Funktionen zu.

CHUX beobachtete 1876 an Lepidopteren eine lebhafte Teilung der larvalen Muskelkerne und vermutet, daß die Deszendenten dieser Kerne den Anstoß zur Bildung neuer histologischer Elemente geben.

KÜNCKEL D'HERCULAIS dagegen hat 1875 1878 eine Vermehrung der larvalen Muskelkerne beobachtet, hält sie allerdings für die Kerne des Sarcolemms; doch läßt seine Abbildung keinen Zweifel, daß es sich tatsächlich um die Kerne der Larvenmuskeln handelt.

Sehr eigenartige Veränderungen berichtet VIALLANES 1882 von den larvalen Muskelkernen. In ihrem Innern treten sehr kleine sphärische Körnchen auf, welche heranwachsen und schließlich frei werden. Jeder dieser „granules roses“ vermehrt sich nun folgendermaßen: „Chaque granule s'entoure d'une aire de protoplasme et devient ainsi le noyau d'une vraie cellule; dans le protoplasme de cette cellule apparaissent de nouveaux granules qui grandissent, puis se séparent pour se multiplier à leur tour par un procédé analogue à celui qui a servi à leur donner naissance.“ Dieser Prozeß wiederholt sich mehrfach; die Bildungsprodukte verbreiten sich in der gesamten Leibeshöhle. Doch schreibt ihnen VIALLANES keine weitere Bedeutung zu, sondern glaubt, daß sie degenerieren und sich auflösen, um den sich bildenden imaginalen Muskeln zur Nahrung zu dienen.

VAN REES hat 1889 im Gegensatz dazu annehmen zu müssen geglaubt, daß die larvalen Muskelkerne durch Zerfall allein die imaginalen Myocyten liefern. Es darf jedoch kein Zweifel sein, daß er die Bedeutung seiner mesenchymatischen Zellen nicht erkannt hat und diese einen großen Teil zur Bildung der Imago-muskeln beitragen. Immerhin hat er beobachtet (p. 19), daß mit dem Zerfall der Muskeln auch sämtliche Muskelkerne in die Körperflüssigkeit gelangt sind. „Eigenthümlich erschien es mir nur, dass man in dem Stadium unmittelbar vor dem Angriff der Leucocyten auf die nicht mehr functionirenden Muskeln oft die Kerne sämtlich mit dem Protoplasma abgehoben sieht, namentlich auf Längsschnitten manchmal höchst charakteristisch, als wollten diese Muskelkörperchen, mit Rücksicht auf eine spätere Rolle, von der bedrohten Muskelmasse wegfliehen, um so der allgemeinen Vernichtung zu entgehen ...



Eine spätere Verwendung der frühzeitig frei gewordenen Muskelkerne habe ich indessen nicht nachweisen können.“

KOROTNEFF schreibt 1892 den larvalen Muskelkernen allein die Bildung der Imagomuskeln zu. Nach ihm vollzieht sich die Metamorphose der Thoraxmuskeln bei *Tinea* folgendermaßen. Der fibrilläre Teil wird körnig und zieht sich zusammen; die Kerne vermehren sich hauptsächlich auf einer Seite des Muskels. Zum Schluß bekommt der in Veränderung begriffene Muskel ein ganz besonderes Aussehen: er besteht aus einem faserigen und kernigen Teil, die einander parallel ziehen; anders gesagt, es bildet sich der von vielen Autoren in der Pathologie beschriebene Kernstrang. Dieser trennt sich bald von dem Muskel ab und produziert die neuen Fibrillen.

RENGEL berichtet 1896, daß bei *Tenebrio molitor* die Kerne der Darmmuskulatur erhalten bleiben und wahrscheinlich die neue Muskulatur liefern.

BRUYNE beobachtete 1898 eine lebhaft caryokinetische Teilung der Larvenmuskelkerne von *Bombyx mori* und vermutet, daß die Teilkern die imaginale Muskulatur bilden.

ANGLAS beschreibt 1901 die Veränderungen der Kerne der larvalen Thoraxmuskulatur der Wespen folgendermaßen: „Un fort grossissement montre, à l'intérieur de ces noyaux larvaires ou dans leur voisinage immédiat, de petits bâtonnets de substance chromatique, d'allure véritablement bactériforme, et qui proviennent directement des noyaux... Ils nous apparaissent comme provenant d'une sorte de fragmentation du noyau larvaire après une répartition particulière de la chromatine... Les éléments chromatiques bactériformes, nés des noyaux musculaires larvaires, vont devenir les noyaux des muscles imaginaux du thorax.“ Dasselbe gilt für die Bienen. 1912 wiederholt ANGLAS für Vespiden eingehend den Zerfall der larvalen Muskelkerne in Teilstücke, welche teils degenerieren, teils aber die imaginale Muskulatur liefern.

BREED erwähnt 1903 für diejenigen Larvenmuskeln von *Thymalus marginicollis*, welche sich umwandeln in Muskeln vom Typ der Flugmuskeln, eine amitotische Vermehrung der Muskelkerne.

BERLESE veröffentlicht 1904 über diesen Punkt sehr eigenartige Beobachtungen an *Calliphora*, *Mycetophila*, *Melophagus*. Die Muskelkerne lösen sich unter bedeutender Größenzunahme von den Muskeln ab; entweder allein oder von etwas Muskelplasma umgeben, machen sie durchgreifende Veränderungen durch. „In ambedue i casi la

cromatina si riduce in massa compatta al centro della membrana nucleare, ed il carioplasma si arricchisce di sostanza assunta dall'ambiente... Quindi si inizia la frammentazione della nucleina e quindi la moltiplicazione del nucleo ed avremo, pel primo caso frammenti di nucleina molto nitidamente definita in un ambiente incolore, poi le nuove porzioni di nucleina si circondano ciascuna di una membrana propria e si hanno più elementi, che possono divenire liberi dopo rotta la membrana del nucleo antico; ma tutti hanno il carioplasma incolore.

Pel secundo caso il processo è identico, la cromatina si frammenta nella massa; quindi ciascun frammento si circonda da membrana propria e poi si libera; ma questi hanno attorno alla nucleina, che finalmente rifà una nuova membrana nucleare, molta sostanza tingibile, che diviene il nuovo citoplasma ed è definito da membrana cellulare propria.“

Die Vermehrung der Larvenmuskelkerne geschieht also auf direkte Weise. Aus dieser Vermehrung resultieren viele kleine Kerne, die „sarcociti“; diese Elemente bilden die Thoraxmuskulatur, indem sie durch geringe Gestaltsveränderung zu typischen spindelförmigen „miociti“ werden.

Nach DEGENER 1904 entsteht die Muskulatur des Vorderdarms von *Cybister roeseli* „unter mitotischer Teilung ihrer Reservekerne und wahrscheinlich auch ihrer larvalen Kerne“. Die Muskulatur des Mittel- und Enddarms erfährt eine „Auffrischung“. Sie liefert „durch Teilung ihrer Kerne, welche der Hauptsache nach erhalten bleiben, nach vorhergegangener Reduktion die imaginale Muskulatur“.

Auch RUSS läßt für Trichopteren 1908 nur einen Teil der Kerne der larvalen Darmmuskulatur durch Degeneration verschwinden, während andere eine Renovation durchmachen. „Man muß annehmen, daß sie ihre Teilungsfähigkeit behalten haben“ und an der Bildung der imaginalen Darmmuskulatur beteiligt sind.

SCHUCKMANN hält es 1909 bei *Vanessa urticae* ebenfalls für möglich, daß larvale Muskelkerne durch Teilung in imaginale Zellen übergehen.

Selbst PÉREZ, der eifrigste Verfechter der Phagocytentheorie, ist 1910 unsicher, was bei *Calliphora* aus den Kernen der Transformationsmuskeln wird; man möchte an eine multiple Teilung denken; doch findet man sie unverändert, wenn auch in geringerer Anzahl, noch in der Imago. Dagegen hat er für die Kerne der Muskulatur des Pharynx, Mittel- und Enddarms eine weitere Verwendung in der Imago fest-

gestellt. „Certains aspects font penser à une division directe multiple, consistant en ce fait que, dans un gros noyau la chromatine s'organise d'emblée et simultanément en un certain nombre de petits groupements qui sont autant de nouveaux noyaux. Certains gros noyaux larvaires apparaissent comme distendus, avec leur chromatine plus clairsemée. C'est peut-être le début de ce processus de division multiple. D'autre part on rencontre parfois de petits noyaux si intimement voisins d'un grand, que l'on est conduit à penser à un bourgeonnement isolé. D'autres fois, dans un élément déjà assez allongé en ruban, annonçant nettement une fibre musculaire, on peut rencontrer de petits noyaux deux par deux, et si étroitement proches, que l'on peut penser à une division ultérieure des petits noyaux. Enfin certains gros noyaux persistent, jusqu'aux derniers jours de la nymphose, et peut-être d'une manière définitive.“

JUSBASCHJANZ leitet 1910, wie schon S. 473—474 auseinander-gesetzt, die gesamten imaginalen Muskelkerne von den larvalen ab.

PÉREZ läßt 1911 bei Wespen einen Teil der larvalen Muskelkerne zugrunde gehen. „Mais il n'est pas impossible que certains d'entre eux persistent au contraire, et donnent par une division directe multiple, tout un essaim de petits noyaux imaginaires. Ceux même qui dégénèrent paraissent présenter d'abord les premières étapes d'une division multiple avant d'être frappé de chromatolyse.“ Auch 1912, in seiner ausführlichen Arbeit über die Metamorphose der Vespiden, glaubt er eine multiple Teilung einzelner larvaler Muskelkerne als recht wahrscheinlich annehmen zu müssen.

Nach dieser historischen Darstellung komme ich auf meine eigenen Beobachtungen und beginne mit der kurzen Feststellung einiger Tatsachen. Die imaginalen Stränge dringen in die Transformationsmuskeln stets an der Stelle ein, wo larvale Muskelkerne liegen. Nach diesem Vorgang sind an dieser Stelle larvale Muskelkerne nicht mehr auffindbar. In jedem Larvenmuskel liegen stets zwei Kerne seitlich übereinander. In dem oberen Muskel der medialen dorsalen Längsmuskelgruppe erfüllen die imaginalen Kerne nur den Raum zwischen den beiden Larvenkernen. Warum beschränken sie sich auf diesen Raum? Was wird überhaupt aus den larvalen Muskelkernen? Warum sind sie von einem bestimmten Stadium ab nicht mehr auffindbar?

Um einen Versuch der Erklärung zu geben, ist ein genaues Studium der Veränderungen nötig, welche die Kerne zeigen. In der jungen Larve lassen die Muskelkerne (Fig. N) außer einem

großen deutlichen Nucleolus eine ziemlich gleichmäßige Verteilung des reichlich vorhandenen Chromatins erkennen; doch ist es an einzelnen Stellen etwas konzentriert. Mit zunehmendem Alter nehmen sowohl die Kerne als auch diese Stellen an Größe zu, in demselben Maße, wie die übrigen färbbaren Bestandteile des Kerninhalts abnehmen. Bei der Larve, welche aufgehört hat zu fressen, enthält der Kern (*lmk*, Phot. 7, Fig. O) außer dem meist noch durch seine besonders dunkle Farbe erkenntlichen Nucleolus eine Menge ebenfalls stark gefärbter Bestandteile von etwa derselben Größe und Gestalt wie die imaginalen Myoblasten. Es liegt der Gedanke nahe, daß durch eine multiple Kernteilung die Larvenkerne, vielleicht total, vielleicht unter Bildung eines dem Untergange geweihten Restkörpers, sich umwandeln in imaginale Kerne. Durch eifriges Suchen

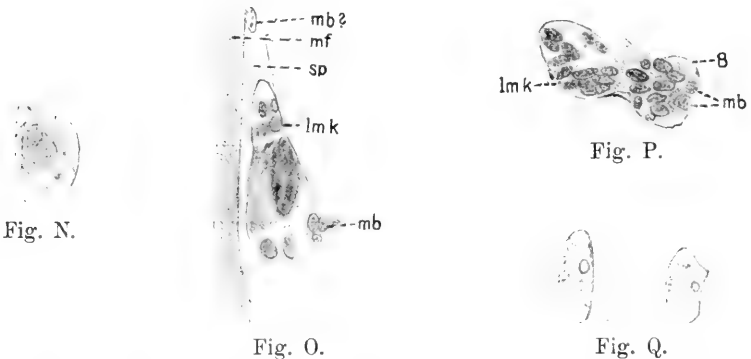


Fig. N. Larvaler Muskelkern. Beginn der multiplen Teilung. 800:1.

Fig. O. Wie Fig. N. Kernmembran zum Teil aufgelöst. 800:1.

Fig. P. Wie Fig. N. Teilung beendet. Kernmembran noch partiell erhalten. 800:1.

Fig. Q. Larvaler Muskelkern in Degeneration. 800:1.

ist es mir geglückt, eine Anzahl Bilder zu beobachten, welche diese Vermutung zu bestätigen scheinen. So findet man öfters in der Nähe eines Larvenkerns ein kleines kernähnliches Gebilde (*mb?*, Fig. O, Phot. 14a), welches sehr wohl ein auf diese Weise entstandener, aber frei gewordener, nunmehr als imaginaler Myoblast zu betrachtender Kern sein könnte. Auf keinen Fall handelt es sich aber etwa um einen im Larvenmuskel präexistierenden imaginalen Kern, wie sie von LA TERRE 1899, PÉREZ 1902, P. SCHULZE 1911, PÉREZ 1912 bei Hymenopteren und Lepidopteren beobachtet wurden; denn selbst schon bei fast erwachsenen Larven ist nie eine

Spur davon zu sehen. Viel mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt die Annahme einer Kernteilung durch Bilder wie Fig. P, welche einen Larvenkern mit noch teilweise erhaltener Kernmembran in Verbindung mit einer imaginalen Anlage zeigen. Man sieht, daß die Gebilde im Kern sich nicht unterscheiden lassen von den Myoblasten außerhalb. Man sieht ferner, daß die Kernmembran nur an der Berührungsstelle aufgelöst ist. Eine derartige Auflösungsfähigkeit schien aber den imaginalen Myoblasten schon vorher zugeschrieben werden zu müssen.

Besonders günstig erweisen sich die Dorsoventralmuskeln zum Studium dieser Frage, da man hier häufig auf einem Schnitt beide Kerne auffinden kann. Hier konnte ich nun beobachten, daß zu der Zeit, da der untere Kern als solcher noch deutlich zu erkennen war, an der Stelle, wo der obere Kern liegen sollte, dieser nicht aufzufinden war. Dafür fand ich an genau derselben Stelle (*mb*, Phot. 9, 14 a, 14 b) eine Anzahl typischer imaginaler Zellen (*mb*, Phot. 14 a u. b), oft in ihrer Gesamtgestalt der Form der Larvenkerne noch ähnlich, oft auch in direkter Verbindung mit einem imaginalen Kernstrang. Doch ist es nicht denkbar, daß etwa der imaginale Strang einen seitlichen Ausläufer nach dieser Stelle geschickt hat, weil jeder imaginale Strang in seiner Gestalt fest begrenzt ist und niemals seitliche, nach kurzem Verlauf blind endende Äste abgibt; denkbar ist nur umgekehrt, daß der larvale Kern sich in eine Anzahl Myoblasten geteilt hat und diese sich den imaginalen Strängen einreihen.

Die Annahme einer Übernahme mancher Larvenkerne in die Imago wird durch einen negativen und einen positiven Befund noch wahrscheinlicher. Ich habe nämlich niemals eine typische Chromatolyse, d. h. das Zusammenballen des Chromatins zu einer kompakten Masse, im Kerninnern beobachten können. Andererseits habe ich aber gesehen, daß larvale Muskelkerne (Fig. Q) zugrunde gehen und wie sich dieser Vorgang abspielt. In diesem Fall nimmt das Volumen des Kerns ständig ab, er bekommt unregelmäßige Konturen, sein Chromatingehalt wird ständig geringer, so daß, mit Worten VIALLANES', „le noyau se trouve réduit à sa seule membrane d'enveloppe et se présente ainsi comme une coque vide“. Die Vorgänge der degenerierenden Kerne sind also gerade umgekehrt wie die Veränderungen, welche oben beschrieben wurden.

Nach alledem muß ich annehmen, daß tatsächlich bestimmte Larvenmuskelkerne durch Teilung zu imaginalen Zellkernen werden und so an dem Aufbau der Flugmuskulatur einen, wenn auch ver-

hältnismäßig unbedeutenden Anteil nehmen; denn zu der Zeit, da sie sich mit den Kernsträngen vereinen, haben diese schon einen bedeutenden Umfang erreicht. Außerdem sind es überhaupt nur die Kerne der dorsalen und dorsoventralen Muskeln des Mesothorax, vielleicht sogar nur der Muskeln, welche durch ihre Lage zu den imaginalen Strängen in nähere Beziehung treten, für welche der Teilungsprozeß sich annehmen läßt. Die Kerne der Muskeln des Prothorax, die der ventralen Muskeln des Mesothorax degenerieren. Wie sich die Kerne der Muskeln des Metathorax verhalten, habe ich nicht untersucht.

Unter der Annahme einer weiteren Beteiligung der Larvenkerne ist nun auch erklärt, warum Strang *C 3* nur den Raum zwischen den beiden Muskelkernen einnimmt und nicht in die Myofibrillen eindringt, wie etwa *C 1*. Es kommt offenbar nur darauf an, die Larvenmuskelkerne zu befreien, sie in das System der imaginalen Anlagen einzubeziehen. Damit erscheint auch die Bedeutung der Transformationsmuskeln in einem anderen Licht. Ich erinnere daran, daß auch von den oberen Muskeln der mittleren Längsmuskelgruppe nur die eine Hälfte in die Imago übernommen wird. Es ist sicherlich falsch, wenn man annimmt, daß diese Muskeln geringere Veränderungen durchmachen als die übrigen. Auf allen Schnitten bieten sie immer nur denselben Anblick wie die übrigen Muskeln. Ich denke mir die Sache etwa so: die imaginalen Anlagen müssen wachsen, das Material hierzu bietet zunächst die sich auflösende Masse der larvalen Muskeln; man könnte ja auch an die Eiweißreserven des Fettkörpers denken; doch erfolgt ihre Auflösung erst später. Das Wachstum der Histoblasten vollzieht sich nun schneller als die Histolyse der Larvenmuskeln. Um die nötige Nahrung zu erhalten, beschleunigen die imaginalen Stränge die Histolyse einiger Larvenmuskeln dank der ihnen anscheinend zukommenden Fähigkeit, gewebsauflösend zu wirken. Und zwar suchen sie sich zu diesem Zweck diejenigen Muskeln aus, welche ihrem Wachstum am meisten im Wege sind, so sich gleichzeitig Baumaterial und Platz verschaffend.

Ob diese Hypothese im ganzen Umfang haltbar ist, lasse ich dahingestellt. Nur zu der Überzeugung bin ich gelangt, daß den „Transformations“muskeln kein größerer Anteil an der Bildung der Imagomuskeln zukommt als den übrigen, und es unrichtig ist, von einer Übernahme in die Imago oder „Renovation“ dieser Muskeln

zu reden. Ganz anders scheint es sich allerdings mit den Kernen dieser Muskeln zu verhalten.

Trotzdem nach obiger Ansicht die Bezeichnung „Transformations“muskel nicht voll berechtigt erscheint, behalte ich den Ausdruck, der sich bereits ein gewisses Bürgerrecht in der Literatur erworben hat, im folgenden bei.

Meinen Standpunkt bezüglich der den Myoblasten zugeschriebenen histolytischen Fähigkeit muß ich noch näher präzisieren. Die Ansicht beruht auf den Beobachtungen, daß 1. das Sarcolemm der Transformationsmuskeln, 2. die Kernmembran der sich teilenden Larvenmuskelkerne an der Stelle zuerst verschwindet, wo die imaginalen Myoblasten zuerst berühren, 3. die kontraktile Substanz der Transformationsmuskeln in demselben Maße aufgelöst wird, wie die Myoblasten in sie eindringen. Tatsächlich ist also nur das räumliche und zeitliche Nebeneinander einer beschränkten Histolyse und der Myoblasten, hypothetisch dagegen der Kausalnexus. Wenn ich trotzdem, wenn auch mit allem Vorbehalt, für ihn plädieren möchte, so geschieht es nicht, weil ich von der Richtigkeit dieser Annahme überzeugt wäre — man kann z. B. einwenden, daß die imaginalen Muskelanlagen auch anderen larvalen Muskeln sehr benachbart sind, ohne daß eine Histolyse zu beobachten wäre —, sondern weil ich nichts Besseres an ihre Stelle zu setzen weiß; denn die Histolyse in obigen drei Fällen auf Konto der larvalen Muskelkerne zu setzen, ist auch nicht angängig, da diese im letzten Beispiel nicht mehr vorhanden sind.

### Fortgang der Entwicklung der Flugmuskulatur.

Von den zuletzt beobachteten Stadien bis zu dem nächsten ist ein größerer Sprung. Handelt es sich bei jenen noch um die Larve, so ist dieses schon als Puppe anzusehen oder, richtiger, es ist gerade der Augenblick erfaßt worden, wo die Larvenform in die Puppenform übergehen will. Dieser Übergang ist in erster Linie dadurch gekennzeichnet, daß nunmehr die Larvenform verlassen und, wenigstens im allgemeinen, die Imagogestalt angenommen wird. Dieser ganze Vorgang vollzieht sich aber in der alten Larvenhülle; äußerlich ist daher nur eine allgemeine Gestaltveränderung wahrzunehmen. War bis jetzt der Querschnitt elliptisch, so wird er nun kreisförmig. Von außen kann man ferner noch bemerken, daß das Tier im Innern sich verkürzt hat und die letzten Segmente nicht mehr ausfüllt.

Innerlich ist die Umwandlung am deutlichsten durch die Ausstülpung der Augenanlagen, die ursprünglich im Metathorax lagen, gekennzeichnet. Bei vorliegender Serie sind die Augen gerade bis zum Mesothorax vorgeschoben. Als einzige wesentliche Änderung ist auf diesem Stadium zu verzeichnen das Fehlen fast aller larvalen Muskeln — nur kümmerliche Reste lassen sich gelegentlich noch finden — und das Vorhandensein von sechs dorsalen nebeneinanderliegenden Strängen jederseits, während auf dem vorausgehenden Stadium jederseits nur fünf dorsale Längsstränge vorhanden waren. Es ist als gewiß anzunehmen, daß der neu auftretende Strang von einem der alten durch Abspaltung entstanden ist. Ich brauche nur daran zu erinnern, daß ein derartiges Aufspalten bereits bei der Anlage *E* zu beobachten war, und kann vorausnehmen, daß auch späterhin eine Spaltung der einzelnen Anlagen festzustellen sein wird. Ferner stehen die Längsstränge nicht mehr durch den Querast *C* untereinander in Verbindung, sondern so wie *C* seinerseits den Zusammenhang mit *D* aufgab, so sind jetzt die einzelnen Stränge ihrerseits untereinander selbständig geworden.

Die endgültige Ausbildung der Flugmuskeln, das heißt von dem Augenblick ab, da die Puppe gebildet ist, habe ich nur in großen Zügen verfolgt, immerhin genau genug, um eine einheitlich abgeschlossene Darstellung geben zu können.

Mit der Ausstülpung der Histoblasten für die Augen und dem damit verbundenen Vorrücken des Gehirns sind gewaltige Gestaltveränderungen verknüpft. Jetzt kann sich der Kopf mit all seinen Anhängen bilden, im Thorax ist Platz geschaffen für die nun rapide wachsenden Flugmuskeln, das Abdomen kann seine definitive Gestalt annehmen.

Im Thorax sind in erster Linie die Änderungen der Lagebeziehungen der verschiedenen Muskelanlagen zu bemerken. Die sechs dorsalen Längsmuskeln jeder Seite, welche bis jetzt seitlich nebeneinander lagen, rücken nunmehr in eine Sagittalebene übereinander. Die dorsoventralen Anlagen *A-D* und *B-E*, welche bis jetzt annähernd nebeneinander lagen, liegen nun ebenfalls in einer Sagittalebene hintereinander, sind aber mit Sicherheit als dieselben Anlagen daran zu erkennen, daß *A* seine ventrale Insertion wie bisher vor, *B* die seine hinter den mesothoracalen Beinen hat.

Während die Längsmuskeln keine weitere Lageveränderung durchmachen, sind für *D* und *E* solche in der weiteren Entwicklung zu beobachten. Sie verliefen bis jetzt etwa senkrecht von oben nach



unten. Dadurch, daß der Thorax seine definitive, buckelige Gestalt annimmt — im Längsschnitt bildet die dorsale Partie etwa einen Halbkreis —, werden die Muskeln derart verschoben, daß sie nunmehr schräg von vorn oben nach hinten unten verlaufen.

Endlich spalten sich die dorsoventralen Anlagen der Länge nach mehrfach. Die Anlage *A-D* löst sich in drei Muskeln auf, von denen der vordere der stärkste ist, die beiden anderen dicht dahinter nebeneinander liegen. Anlage *E* war bereits in zwei Partien gespalten (Phot. 11), von denen der innere Strang ventral inserierte, der äußere dagegen bereits lateral endete. Beide Teile spalten sich in je zwei hintereinander liegende Muskeln, von denen das hintere

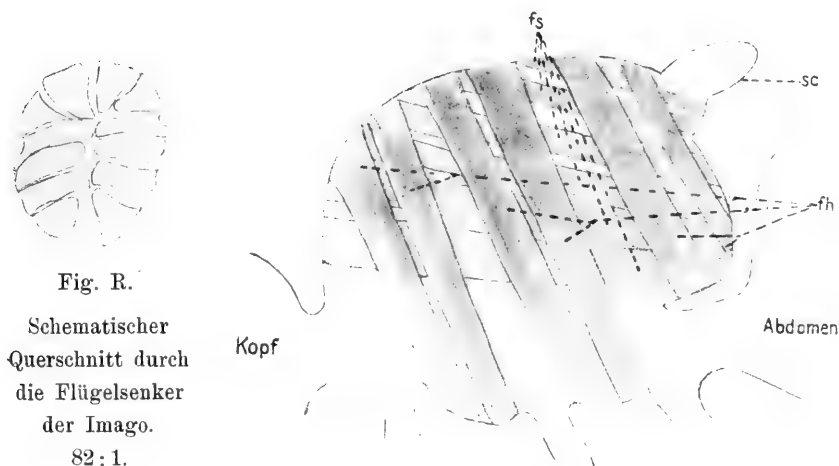


Fig. S. Schema der imaginalen Flugmuskulatur. 51:1.

Paar, gemäß seiner Insertion noch auf dem Larvenstadium, nicht bis ventral hinabreicht, sondern sogar noch dorsal seine hintere Insertion hat und in dem Halbkreis, welchen der Thorax im Längsschnitt zeigt, eine Lage einnimmt wie zwei parallele Sehnen, die ungefähr am höchsten Punkte beginnen und dort, wo der Thorax in das Abdomen übergehen will, enden.

Bei der ausgebildeten Imago gestaltet sich die Lage der Flugmuskeln demnach folgendermaßen (Fig. S, Phot. 15). Die Muskeln sind in vier vertikalen Ebenen angeordnet. In den beiden mittleren liegen einander genähert, jederseits der Medianebene, die longitudinalen Flügelsenker (*fs*), jederseits übereinander. In seinem vorderen

Teil ist jeder dieser Muskeln im Querschnitt etwa quadratisch, nach hinten flachen sie sich ab und bilden zusammen eine eigenartige rosettenähnliche Figur (Fig. R). Die Flügelheber (*fh*) liegen parallel zueinander in den äußeren Sagittalebene. Sie sind zu unterscheiden nach ihren hinteren Insertionen. Die erste Gruppe, aus einem vorderen, einem inneren und einem äußeren hinteren Muskel bestehend, hat ihre Insertion zwischen dem Ursprung der pro- und mesothoracalen Beine; die zweite Gruppe, die sich nur aus einem vorderen und einem hinteren Muskel zusammensetzt, heftet sich in dem Raum zwischen dem zweiten und dritten Extremitätenpaar an, und die letzten beiden, die ebenfalls hintereinander liegen, inserieren caudal am hintersten Ende der einheitlichen Thoraxkapsel. Die Zahl der longitudinalen Muskeln beträgt also 12, die der vertikalen 14.

Bezüglich der histologischen Vorgänge während der Puppenzeit sei über das Verhalten der imaginalen Muskelkerne und über die Muskelinserktionen noch folgendes nachgetragen. Die Kerne, welche in der Larve die Stränge zusammensetzen, sind erst als Myoblasten zu bezeichnen. Indem diese durch multiple amitotische Teilung Ketten von Kernen bilden, werden sie zu den Myocyten (*imk*, Phot. 16). Entsprechend dieser Entstehungsweise liegen daher auf Längsschnitten die Kerne in parallelen Längsreihen, auf Querschnitten kann man dagegen eine regelmäßige Anordnung der Kerne kaum konstatieren (Phot. 15).

Die kontraktile Substanz besteht aus sehr feinen, parallelen Säulchen, die eine Querstreifung kaum erkennen lassen. Das Bild der Muskeln wird dadurch vervollständigt, daß in die Zwischenräume zwischen den Muskelpaketen Tracheen (*tr*, Phot. 15), vor allem große tracheale Luftsäcke eindringen.

### Die Insertion der Muskeln.

Einige kurze Bemerkungen über die Insertionen der Muskeln mögen diese Darlegungen beschließen. Ich gehe dabei mit wenigen Worten auch auf die Verhältnisse bei der Larve ein, da in den letzten Jahren um diese Frage ein lebhafter Kampf entbrannt ist. Eine historische Darstellung des Problems vermeidend, begnüge ich mich mit der kurzen Notiz, daß im allgemeinen drei Ansichten vertreten werden: 1. Die Muskeln setzen sich direkt an das Epiderm an (WEISMANN, 1864; VIALLANES, 1882). 2. Die Muskeln inserieren

direkt an der Cuticula (HECHT, 1899; PANTEL, 1898; HOLMGREN, 1902; SNETHLAGE, 1905; HOLMGREN, 1907; CERFONTAINE, 1908; TÖRNE, 1911). 3. Die Myofibrillen treten durch Tonofibrillen, welche sich aus den Epidermiszellen herausdifferenzieren, mit der Cuticula indirekt in Verbindung (JANET, 1902; HOLMGREN, 1902; HENNEGUY, 1906; HOLMGREN, 1907; LÉCAILLON, 1907; PÉREZ, 1910; P. SCHULZE, 1911; TÖRNE, 1911).

HENNEGUY hat 1906 diese sich widersprechenden Ansichten in, wie es scheint, glücklicher Weise zu vereinigen gesucht. Wenn mehrere Epidermiszellen vollständig in Fibrillen umgewandelt sind, so macht es den Eindruck, als ob die Epidermis unterbrochen und die Sehne eine Bildung des Muskels wäre. Differenzieren sich die Tonofibrillen nur an der Peripherie der Zellen, so scheint sich die Sehne des Muskels zwischen den Epidermiszellen hindurchzudrängen. Nur wenn die Epidermis ein Syncytium bildet und die Tonofibrillen darin gleichmäßig verteilt sind, scheint der Muskel durch Vermittlung der Epidermis am Chitin zu inserieren.

An der Larve habe ich beobachten können, daß die Sehne der Muskeln sich färberisch verhält wie die Epidermis, wenn sie sich auch mit Hämatoxylin etwas blasser färbt (s. Phot. 3). Sie zeigt feine Streifung senkrecht zum Chitin. Das Sarcolemm des Muskels scheint sich direkt in die Basalmembran der Epidermis fortzusetzen (Fig. M). Bei der Histolyse löst sich der Muskel von der Sehne los, welche zunächst erhalten und in ununterbrochenem Zusammenhang mit der Epidermis bleibt. Dies alles spricht dafür, daß die Sehne epidermalen Ursprungs ist und die Insertion der oben unter 3 genannten Form zuzurechnen ist.

Dasselbe gilt für die Sehnen der Flugmuskeln, deren Entwicklung noch kurz zu Ende zu führen ist. Wir haben diese auf dem Stadium verlassen, wo das Epiderm den imaginalen Kernsträngen unbedeutende Vorsprünge entgegenschickt (Fig. L). Die Vorsprünge erreichen in der weiteren Entwicklung eine ganz bedeutende Länge; das gesamte Epithel ist schließlich in dem Gebiet der Insertionen der imaginalen Muskeln in lange Fäden, Tonofibrillen (*tf*, Phot. 16), ausgezogen, in deren Mitte die Epidermiszellkerne liegen. Es ist also hier ein sicherer Beweis vorhanden, daß die Insertion eine epidermale Bildung ist. Die bedeutende Größe der Sehne auf diesem Stadium ist schon von VAN REES 1889 und von PÉREZ 1910 beobachtet worden, der angibt, daß sie sich in demselben Maße verkürzt wie die Muskelanlagen wachsen. Am fertigen Muskel kann man über

die Entstehung seiner Insertion keine bestimmten Angaben machen, so daß es nicht verwunderlich ist, daß um die Frage der Insertion der Arthropodenmuskeln ein lebhafter Streit ausgebrochen war.

### Zusammenfassung.

Zusammenfassend läßt sich etwa folgendes sagen. Die gesamte Flugmuskulatur von *Pachygaster meromelas* entsteht aus indifferenten, an der Basis der Beinscheiben des Mesothorax liegenden Zellen, die sich zu zwei kernhaltigen sich kreuzenden Strängen vereinigen; der vordere bildet die longitudinalen und die vorderen vertikalen Flugmuskeln, der hintere liefert die hinteren vertikalen Flügelheber. In das System der Stränge werden nur relativ unbedeutende Teile der larvalen longitudinalen wie dorsoventralen Muskulatur einbezogen. Die larvalen Muskelkerne machen höchstwahrscheinlich, wenigstens teilweise, Veränderungen durch, durch welche sie sich den imaginalen Kernen in den Strängen assimilieren, und so einen, wenn auch verhältnismäßig unbedeutenden Teil der imaginalen Myoblasten liefern. Die Sehne der Flugmuskeln ist eine Bildung der Epidermis, nicht der Muskeln.

Die Histolyse der larvalen Muskulatur erfolgt in der Form der Autolyse, ohne irgendwelches Eingreifen von Phagocyten.

### Die Histogenese der Flugmuskeln der Dipteren.

Es bleibt noch der Versuch übrig, die an *Pachygaster meromelas* gewonnenen Resultate in Übereinstimmung zu bringen mit den Beobachtungen anderer Autoren über die Entstehung der Flugmuskeln der Dipteren. Es versteht sich von selbst, daß hierbei die Arbeiten von WEISMANN 1864, KÜNCKEL D'HERCULAI 1875/1878, VIALLANES 1882 unberücksichtigt bleiben müssen, weil ihre Angaben teils ungenau sind, teils sich auch als unrichtig herausgestellt haben, ferner auch diejenigen Autoren, welche nur kurze Beiträge zu dieser Frage geliefert haben. Es bleiben somit übrig die Untersuchungen von WEISMANN 1866, VAN REES 1889, PÉREZ 1910, JUSBASCHJANZ 1910. Dazu kommen Angaben von WAHL 1900 und 1901, die sich in überraschender Weise hier verwenden lassen.

WEISMANN beobachtete an *Corethra plumicormis* in der Larve jederseits zwei dorsale blasse Längsstränge, die anfangs wenige Kerne enthalten, deren Zahl aber sehr bald zunimmt. Die Stränge spalten sich im ganzen in sechs. Die beiden zuerst vorhandenen

Stränge sind durch einen queren Strang verbunden, der gleichzeitig als Tracheenlage und Nerv zu betrachten sei. Dieser Strang spaltet sich in zwei Äste, von denen der vordere zum medialen larvalen Längsmuskel verläuft und „dessen Sarcolemm durchbohrt“. Ferner endet andererseits derselbe quere Strang „nicht an der lateralen Anlage, sondern durchbohrt sie, um sodann schräg vorwärts in die Tiefe zu steigen und in einen nach Richtung, Verästelung und Aussehen evidenten Nervenstamm einzumünden“. Die übrigen Thoraxmuskeln entstehen vermutlich ebenso.

Aus dieser ganzen Darstellung geht mit Sicherheit hervor, daß WEISMANN die Entstehung der dorsalen Flügelsenker studiert hat, daß der quere Ast, welcher das Sarcolemm „durchbohrt“, nichts anderes ist als der Strang *C* bei *Pachygaster*, der ja auch das Sarcolemm verschiedener Larvenmuskeln „durchbohrt“, daß der untere Teil dieses queren Astes, der schräg vorwärts in die Tiefe steigt, identisch ist mit dem Strang *A*; kurz, bei *Corethra* verläuft die Entstehung der dorsalen Flugmuskeln prinzipiell genau so wie bei *Pachygaster*. Man darf also wohl annehmen, daß für die vertikalen Flugmuskeln dasselbe gilt.

JUSBASCHJANZ beobachtete bei *Stratiomys* drei dorsale Transformationsmuskeln, in denen zahlreiche Kerne auftreten, die durch Teilung der Larvenkerne entstehen sollen. „Ich will noch erwähnen, daß zwischen den Transformationsmuskeln dünne Stränge hinziehen, die wohl den von WEISMANN bei *Corethra* gesehenen entsprechen. Da sie aber zu der hier behandelten Frage in keiner näheren Beziehung stehen, so gehe ich auch nicht weiter darauf ein.“

Er beobachtete ferner einen dorsoventralen, ventral in zwei Portionen sich teilenden Strang, dessen untere Abschnitte vorn außen bzw. hinten innen an der Beinscheibe inserieren, während die obere Partie zwei große, an larvale Muskelkerne erinnernde Kerne enthält (Fig. T).

Nichts leichter als diese Beobachtungen mit den an *Pachygaster* gewonnenen Resultaten in Übereinstimmung zu bringen. Die Verbindung der drei Transformationsmuskeln, welcher JUSBASCHJANZ keine Bedeutung zuerkennen will, ist gerade sehr wichtig; denn sie ist der Strang *C*, und die zahlreichen Kerne, die in den Larvenmuskeln auftreten, sind die aus diesem Strang in die Muskeln eingewanderten Myoblasten, aber nicht die alleinigen Deszendenten der Larvenmuskelkerne, wenngleich auch diese durch Teilung einen gewissen Teil dazu beigetragen haben mögen. Wenn JUSBASCHJANZ

diese Einwanderung nicht beobachtet hat, so darf dies nicht weiter Wunder nehmen; denn ich habe schon betont, daß diese unscheinbare Stelle leicht übersehen werden kann.

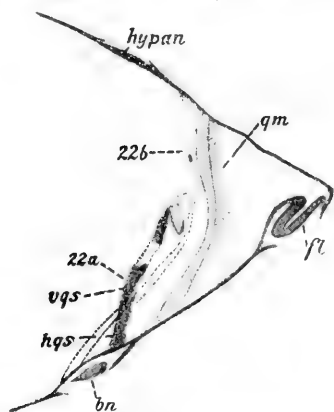


Fig. T.

Querschnitt durch den Mesothorax einer Larve (nach JUSBASCHJANZ 1910). *hypan* Hypodermisanlage. *qm* Quermuskel. *fl* Flügel. *bn* Bein. *vqs* vorderer Querstrang. *hqs* hinterer Querstrang. *22b* gemeinsamer dorsaler Teil des Querstranges. *vqs* entspricht dem Strange A, *hqs* dem Strange B, *22b* dem Strange D(?) bei *Pachygaster*. Man vergleiche hierzu das Schema Fig. A S. 477.

In den unteren Abschnitten des dorsoventralen Stranges sind mit größter Sicherheit die Anlagen A und B wiederzuerkennen, welche bei *Pachygaster* und *Stratiomys* genau dieselbe Lagebeziehung zueinander und zu den Beinscheiben zeigen. Der obere Teil dürfte der Textabbildung nach, welche JUSBASCHJANZ bringt (Fig. T), dem Strang D homolog sein. Vermutlich ist auch bei *Stratiomys* der Strang E vorhanden, auf dessen Existenz man durch den Nachweis seines unteren Teils B schließen darf, obgleich JUSBASCHJANZ ihn nicht erwähnt.

Die Entstehung der Flugmuskeln bei *Stratiomys* ist also genau dieselbe wie bei *Pachygaster*, ein Resultat, wie es durch die Zugehörigkeit beider Dipteren zu derselben Familie nicht anders zu erwarten war.

Ich wende mich jetzt zu einer gemeinsamen Besprechung der Untersuchungen von VAN REES, 1889 und PÉREZ, 1910, beide die Metamorphose von Musciden behandelnd und sich in einigen Punkten glücklich ergänzend. Beide beginnen ihre Ausführungen mit dem Stadium, in dem die persistierenden larvalen Muskeln von Myoblastenhaufen umgeben sind. Während aber VAN REES die Bedeutung dieser Zellen verkennt, beobachtet PÉREZ das Eindringen und Verschmelzen dieser Elemente mit den Larvenmuskeln. Beide leiten die imaginalen Zellen von den mesodermalen Zellen an der Basis der Flügelanlagen ab. In einer Anmerkung (p. 100) gibt VAN REES jedoch noch einer anderen Möglichkeit Raum: „Ich darf hier eine Tatsache nicht unerwähnt lassen, welche geeignet sein dürfte, auf die (wenn auch sehr wenig wahrscheinliche) Möglichkeit einer anderen Entstehungsweise des betreffenden Mesenchyms hinzudeuten. Lateral an der Mesenchymwucherung entlang erstreckt sich ein eigentümlicher zarter Strang, zum Theil wenigstens aus einem feinen Nerven

bestehend, welcher von einer Bindegewebshülle umgeben ist... Man sieht deren Zellen sich innig an diejenigen des Mesenchyms anschließen. Der Nerv selbst war bis zu einer geringen Entfernung vom Rückenepithel zu verfolgen, rückwärts erstreckte er sich durch die ganze Höhe des Körpers, bis man das Stämmchen in der Bauchgegend zwischen dem Mesenchym verlor.“

Es ist nicht schwer zu erkennen, daß VAN REES in dieser Anmerkung gerade das Richtige getroffen hat. Denn wenn der Strang sich ventral bis zu mesenchymatischen Zellenhaufen, dorsal fast bis zum Integument verfolgen läßt und seitlich von ihm aus die Zellen sich erstrecken, welche die Transformationsmuskeln umschließen, so liegt es auf der Hand, daß VAN REES die Stränge *A-C-D* gesehen hat.

Eine andere Beobachtung von VAN REES läßt eine weitere Parallele zwischen der Entstehung der Flugmuskeln von Musciden und Stratiomyden ziehen. Er berichtet nämlich von einer Teilung und Lageänderung der drei dorsalen Anlagen jeder Seite bei einer Puppe mit ausgestülptem Kopf. Die laterale Anlage verläuft dann nahezu dorsoventral und besteht aus fünf Teilsträngen, der mittlere Muskel hat ebenfalls seine Lage geändert, wenn auch weniger auffallend als der laterale; er besteht nunmehr aus zwei Strängen, und der mediale hat sich in sechs Stränge aufgeteilt, die übereinander liegen.

Es läßt sich leicht der Nachweis führen, daß VAN REES im Irrtum ist, wenn er die drei nunmehr vorhandenen Muskelgruppen von den drei ursprünglichen Larvenmuskeln ableiten will. Schon VIALLANES hat 1882 die Schwenkung, welche die sechs Anlagen der imaginalen Längsmuskeln ausführen, richtig beobachtet. PÉREZ läßt aus den drei Transformationsmuskeln ebenfalls nur die Flügelsearker hervorgehen, und meine eigenen Untersuchungen führten zu demselben Ergebnis. Die beiden äußeren Muskelgruppen, aus fünf und zwei Muskeln bestehend, müssen also einen anderen Ursprung haben. Weder VAN REES noch PÉREZ machen eine Angabe darüber. Dieser Ursprung ist in dem Nachweis des Stranges *A-C* gegeben, und da die Gesamtzahl der Muskeln der äußeren und mittleren Gruppe die gleiche ist wie die der Flügelheber bei *Pachygaster*, wird man kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß bei den Musciden nicht nur das System *A-C-D*, sondern auch die Anlage *B-E* vorhanden ist. Der Unterschied in der Entwicklung der Flugmuskeln der Stratiomyden und der Musciden reduziert sich also im wesentlichen darauf, daß

bei *Pachygaster* die imaginalen Myoblasten in die persistierenden Larvenmuskeln an einer unbedeutenden Stelle, bei *Musca* und *Calliphora* an der gesamten Peripherie der Transformationsmuskeln eindringen.

Konnte hier das Vorhandensein beider Stränge nur nach Analogien vermutet werden, so ist ihr einwandfreier Nachweis bei der Syrphide *Eristalis* möglich, dank den Untersuchungen WAHL's. 1900 berichtet er, daß im Mesothorax „jederseits die obere Imaginalscheibe mit der unteren durch einen Zellstrang verbunden ist, der in seinem Aussehen den Stielen (sc. der Imaginalscheiben) gleicht und ihnen an Stärke nicht nachsteht“. Dieser Verbindungsstrang ist auch im Metathorax vorhanden, aber viel schwächer und dünner. Im Prothorax ist er nicht zu finden. „Sie sind vielleicht durch eine Wucherung oder Einstülpung der Hypodermis entstanden, als eine primäre Verbindung der Imaginalscheiben anzusehen.“

1901 bringt WAHL eine Ergänzung zu diesen Angaben. „Die Untersuchung junger Larven veranlaßt mich, meine Anschauung etwas zu ändern und diese Stränge als ausschließlich neurale Bildungen anzusprechen... Statt des von mir seinerzeit beschriebenen einen Verbindungsstranges sind es also zwei Nerven, welche sich von der unteren Meso- und Metathoracalscheibe zur oberen hinziehen und selbe miteinander verbinden.“ Beide Stränge geben Seitenzweige ab und stehen untereinander in Verbindung. „Dieses ganze, ziemlich komplizierte System halte ich auf Grund der histologischen Verhältnisse bei jungen Larven für Nervenverästelungen.“

Bei einer älteren Larve ist das Aussehen derselben allerdings ein verändertes. Die Oberfläche der beiden Verbindungsstränge ist dicht mit kleinen Zellkernen besetzt, die Stränge selbst zeigen eine nicht unbedeutende Dicke. Sie verbergen dadurch ihre nervöse Natur, von einer Längsstreifung ihres Inhalts ist fast nichts wahrzunehmen und nur die kleinen Nervenästchen, welche von den Strängen zur Hypodermis abgehen, lassen Beziehungen zum Nervensystem vermuten.“ Aus verschiedenen Gründen „möchte ich die beschriebenen Veränderungen der beiden Verbindungsnerven der Imaginalscheiben im Meso- und Metathorax als einen Renovationsvorgang betrachten“.

Der histologische Bau dieser Verbindungsstränge, ihre Zahl, ihre Lage zueinander und zu den Imaginalscheiben, ihr Fehlen im Prothorax, der keine Flügel trägt, ihr Vorhandensein in rudimentärer Beschaffenheit im Metathorax, dessen Flügel zu Halteren umgebildet



sind, die keiner mächtigen Muskulatur bedürfen, all dies stimmt vollkommen mit den Verhältnissen bei *Pachygaster* überein und sind der Beweise genug, daß sie mit den zwei Strängen *A-C-D* und *B-E'* identisch sind. Es entsteht die Flugmuskulatur der Syrphiden demnach auf dieselbe Weise wie bei den Stratiomyden.

Angeblich spielt in den übereinstimmenden Angaben von WEISMANN, VAN REES und WAHL ein Nerv eine Rolle. Dieser Nerv ist bei *Pachygaster* ebenfalls vorhanden und, wenigstens auf frühen Stadien, leicht mit den imaginalen Strängen zu verwechseln. Daher haben sich auch WEISMANN und VAN REES täuschen lassen, und WAHL schwankte in der Deutung der von ihm beobachteten Bildungen. Daß aber Nerv und Muskelanlagen nicht miteinander identisch sind, geht aus solchen Schnitten hervor, auf denen beide Bildungen getroffen sind und sich durch ihr färberisches Verhalten immer, wenn auch oft schwierig, unterscheiden lassen.

Der Versuch, die Entwicklung der Flugmuskulatur bei Dipteren mit holocephalen, hemicephalen und acephalen Larven auf dasselbe Schema zurückzuführen, muß nach allem als erfolgreich angesehen werden. Eine Verallgemeinerung der gewonnenen Resultate auf das gesamte ungeheure Heer der Zweiflügler dürfte daher nicht allzu gewagt sein. Das ebenso überraschende wie unerwartete Ergebnis der vorliegenden Untersuchung ist demnach folgendes:

Die Histogenese der Flugmuskulatur der Dipteren läßt sich stets auf dieselbe Grundform zurückführen. Sie geht aus von zwei embryonal oder postembryonal sich bildenden dorsoventralen Anlagen, die unter Einbeziehung gewisser Larvenmuskeln, mehrfacher Längsteilung und Lageänderung die imaginalen Flügelheber und -senker bilden.

---

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank den Herren auszusprechen, welche die Ausführung vorliegender Arbeit ermöglichten und förderten. So gebührt vor allem Herrn Geheimrat Prof. F. E. SCHULZE mein Dank, in dessen Institut die Untersuchung ausgeführt wurde, für die Erlaubnis zur Benutzung sämtlicher technischen und literarischen Hilfsmittel, Herrn Prof. P. DEEGENER für sein wohlwollendes Interesse, mit dem er den Fortschritt der Arbeit verfolgte und förderte, Herrn Dr. P. SCHULZE für seine mannigfachen nützlichen Ratschläge.

---

### Literaturverzeichnis.

#### a) Über *Pachygaster*.

1738. RÉAUMUR, Mém. pour servir à l'hist. nat. des insectes, Vol. 4, Paris.
1803. MEIGEN, in: Ill. Magaz. Insektenkunde, Vol. 2.
1807. OLIVIER, Insectes, in: Encyclop. méthod., Vol. 8.
1817. FALLEN, Dipt. Suec. Lundae.
1822. MEIGEN, Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten, Vol. 3, Aachen.
1829. SCHILLING, Larva insecti ex ordine Dipteriorum. Beiträge zur Entomologie, in: Entomol. Sektion schles. Ges. vaterländ. Kultur, Hft. 1.
1834. MACQUART, Hist. nat. Insectes Diptères, Vol. 1, Paris.
1840. WESTWOOD, Introduction to the modern classification of insects, Vol. 2.
1841. DUFOUR, Note sur la larve du *Pachygaster meromelas*, in: Ann. Sc. nat., Vol. 16.
1855. WAHLBERG, Bitrag till kännedom om de nordiske Diptera, in: Öfvers. Vetensk. Akad. Stockholm Forhandl., Vol. 11.
1855. ZETTERSTEDT, Diptera Scandinaviae, Lundae, Vol. 12.
1862. SCHINER, Diptera, in: Fauna Austriaca.
1866. JAENNICKE, Beiträge zur Kenntnis der europäischen Stratiomyden, Xylophagiden und Coenomiden, in: Berlin. entomol. Ztschr.
1870. LÖW, Revision der europäischen *Pachygaster*arten, in: Ztschr. ges. Naturw., Vol. 35.
1882. BRAUER, Zweiflügler des Museums zu Wien, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien.
1901. AUSTEN, An addition to the British Stratiomyidae, in: Entomol. Monthly Mag., Vol. 37.

## b) Über Insektenmetamorphose.

1864. WEISMANN, Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in Larve und Puppe, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14.
1866. —, Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*, *ibid.*, Vol. 16.
- 1875—1878. KÜNCKEL D'HERCULAIS, Rech. sur l'organisation et le développement des Volucelles, Paris.
1876. CHUN, Ueber den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rektaldrüsen der Insekten, in: Abh. Senckenb. naturw. Ges. Frankfurt, Vol. 10.
1877. GANIN, Zur postembryonalen Entwicklung der Musciden, in: Prot. Sitz. Zool. u. vergl. Anat. 5. Vers. russ. Naturf. u. Aerzte in Warschau (russisch). Deutsches Referat von HOYER, in: Z. wiss. Zool., Vol. 28.
1887. KOWALEVSKY, Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 45.
1889. VAN REES, Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose von *Musca vomitoria*, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat.
- 1890—1892. LOWNE, The anatomy, physiology, morphology and development of the Blow-Fly, London.
1892. KOROTNEFF, Histolyse und Histogenese bei der Insektenmetamorphose, in: Biol. Ctrbl., Vol. 12.
1896. RENGEL, Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62.
1898. KARAWAIEW, Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*, *ibid.*, Vol. 64.
1898. BRUYNE, Rech. au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés, in: Arch. Biol., Vol. 15.
1898. NÖTZEL, Zur Kenntnis der Histolyse, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 151.
1899. LA TERRE, Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'Abeille, in: Bull. Soc. entomol. France.
1900. VANEY, Contribution à l'étude des phénomènes de métamorphose chez les Diptères, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 131.
1900. WAHL, Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von *Eristalis tenax*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 12.
1901. BERLESE, Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. Parte Ia. Tessuto adiposo, in: Riv. Pat. veg., Vol. 8.
1901. ANGLAS, Sur l'histolyse et l'histogénèse des muscles des Hyménoptères, in: CR. Soc. Biol.
1901. —, Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille, in: Bull. sc. France Belg., Vol. 34.

1901. KELLOGG, Phagocytosis in the postembryonic development of the Diptera, in: Amer. Natural., Vol. 35.
1901. WAHL, Ueber die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von *Eristalis*, in: Z. wiss. Zool. Vol. 70.
1902. VANEY, Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères, in: Ann. Univ. Lyon, Vol. 1, Fasc. 9.
1902. ANGLAS, Nouvelles observations sur les métamorphoses internes, in: Arch. Anat. microsc., Vol. 5.
1902. ENRIQUES, Sulla ninfosi nelle Mosche, in: Anat. Anz., Vol. 21.
1903. PÉREZ, Contrib. à l'étude des métamorphoses, in: Bull. sc. France Belg., Vol. 37.
1903. BREED, The changes which occur in the muscles of a beetle during metamorphosis, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 40.
1904. BERLESE, Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. Part. II. Tessuto muscolare, in: Riv. Pat. veg., Vol. 10.
1904. DEGENER, Die Entwicklung des Darmkanals der Insecten während der Metamorphose I, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat.
1906. MERCIER, Les processus phagocyt. pendant la métamorphose des Insectes, in: Arch. Zool. expér. (Ser. 2), Vol. 5.
1908. RUSS, Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals der Trichopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat.
1908. DEGENER, Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose II, *ibid.*, Vol. 26, Anat.
1909. v. SCHUCKMANN, Ueber die Einwirkung von niederen Temperaturen auf den Fortgang der inneren Metamorphose bei der Puppe von *Vanessa urticae*, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 27.
1910. PÉREZ, Rech. histolog. sur la métamorphose des Muscides, in: Arch. Zool. expér. (5), Vol. 4.
1910. JUSBASCHJANZ, Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Stratiomyden, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46.
1911. PÉREZ, Métamorphose du système musculaire chez les Polistes, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 70.
1912. —, Observ. sur l'histologie et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides, in: Mém. Acad. Sc. Bruxelles.

c) Verschiedenes.

1883. METSCHNIKOFF, Untersuchungen über die intracellulären Verdauungen der wirbellosen Thiere, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 5.
1886. WIELOWIEJSKI, Ueber das Blutgewebe der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43.

1891. GRABER, Ueber die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol., 11.
1898. PANTEL, Le Thrixion Halydayanum, in: Cellule, 15.
1899. HECHT, Notes biolog. et histolog. sur la larve d'un Diptère, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 7.
1902. HOLMGREN, Ueber das Verhalten des Chitins zu den darunter liegenden Gewebsarten der Insekten, in: Anat. Anz., Vol. 20.
1902. —, Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten, *ibid.*, Vol. 21.
1904. HENNEGUY, Les Insectes, Paris.
1905. SNETHLAGE, Ueber die Frage vom Muskelansatz und der Herkunft der Muskeln bei den Arthropoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
1906. HENNEGUY, Les modes d'insertions des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes, in: CR. Assoc. Anat., 8. Réunion.
1907. LÉCAILLON, Rech. sur la structure de la cuticule tégumentaire des Insectes, *ibid.*, 9. Réunion.
1907. HOLMGREN, Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve, in: Z. wiss. Zool., Vol. 88.
1908. CERFONTAINE, Observations sur la larve d'un Diptère, du genre Microdon: in, Arch. Biol., Vol. 23.
1911. P. SCHULZE, Die Nackengabel der Papilionidenraupen, in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Anat.
1911. TÖRNE, Untersuchungen über die Insertion der Muskeln am Chitinskelett der Insektion, in: Schr. nat. Ges. Dorpat., Vol. 20.
1913. Handbuch der Entomologie, herausgegeben von CHR. SCHRÖDER, Vol. 1, bearbeitet von P. DEGENER und PROCHNOW. (Nach gütigst vom Verfasser zur Verfügung gestellten Korrekturbogen.)
-

### Erklärung der Abbildungen.

---

<i>A</i> Ventraler Teil des vorderen dorso-ventralen Stranges	<i>fl</i> Flügelanlage
<i>B</i> Ventraler Teil des hinteren dorso-ventralen Stranges	<i>fs</i> Flügelsenker
<i>C</i> Medialer dorsaler Strang	<i>f</i> Fettzellen
<i>C 1</i> Sein Ende am inneren dorsalen Schrägmuskel	<i>h</i> Halteren
<i>C 2</i> Sein Ende an der mittleren dorsalen Längsmuskelgruppe	<i>i</i> Mediale Hälfte des oberen Muskels der mittleren dorsalen Längsmuskelgruppe
<i>C 3</i> Sein Ende an der medialen dorsalen Längsmuskelgruppe	<i>il</i> Mediale dorsale Längsmuskelgruppe
<i>C 4</i> Sein rein imaginaler Teil	<i>imk</i> Imaginaler Muskelkern
<i>D</i> Mittlerer dorsaler Strang	<i>is</i> Innerer dorsaler Schrägmuskel
<i>D 1</i> Sein lateraler Seitenast	<i>lmk</i> Larvaler Muskelkern
<i>E</i> Lateraler dorsaler Strang	<i>ls</i> Lateraler Schrägmuskel
<i>ä</i> Laterale Hälfte des oberen Muskels der mittleren dorsalen Längsmuskelgruppe	<i>mb</i> Myoblasten
<i>äl</i> Laterale dorsale Längsmuskelgruppe	<i>mc</i> Myocyten
<i>äs</i> Äußerer dorsaler Schrägmuskel	<i>mf</i> Myofibrillen
<i>bn</i> Beinanlage	<i>ml</i> Mittlere dorsale Längsmuskelgruppe
<i>bm</i> Bauchmark	<i>p</i> Produkt der Histolyse der Larvenmuskeln
<i>ch</i> Chitin	<i>qm</i> Quermuskeln
<i>d</i> Darm	<i>s</i> Sehne
<i>dv</i> Dorsoventraler Schrägmuskel	<i>sc</i> Scutellum
<i>ep</i> Epidermis	<i>sl</i> Sarcolemm
<i>ex</i> embryonale Zellen	<i>sp</i> Sarcoplasma
<i>fh</i> Flügelheber	<i>tf</i> Tonofibrillen
	<i>tr</i> Trachee
	<i>vd</i> Ventrodorsaler Schrägmuskel
	<i>vl</i> Ventraler Längsmuskel
	<i>vs</i> Ventraler Schrägmuskel

Tafel 37.

- Phot. 1. *Pachygaster meromelas*. Erwachsene Larve. 10:1.  
 Phot. 2. Querschnitt durch den Mesothorax einer erwachsenen, überwinterten Larve. 75:1.  
 Phot. 3. Dsgl., etwas weiter caudal geschnitten. 75:1.  
 Phot. 4. Dsgl. Der mediale dorsale „Kernstrang“ (C). 300:1.  
 Phot. 5. Querschnitt durch den Mesothorax einer jungen Larve. Der ventrale Teil des vorderen dorsoventralen Stranges (A) hat sich gebildet und wächst mit dem kernhaltigen angeschwollenen Ende dorsalwärts. 500:1.

Tafel 38.

- Phot. 6. Querschnitt. Der imaginale Strang C1 am inneren dorsalen Schrägmuskel. Das Sarcolemm desselben hat sich abgehoben und setzt sich mit der imaginalen Muskelanlage in Verbindung. 230:1.  
 Phot. 7. Dsgl. Larvaler Muskelkern in multipler Kernteilung? 500:1.  
 Phot. 8. Dsgl. Ein imaginaler Kern im Begriff in den Larvenmuskel einzuwandern. 250:1.  
 Phot. 9. Querschnitt. Der laterale dorsale Strang (E) mit zwei larvalen Muskelkernen (lmk). 230:1.  
 Phot. 10. Dsgl. Larvenmuskel in Histolyse; der laterale dorsale Strang E in direkter Verbindung mit dem Körperchitin und der Epidermis. 300:1.  
 Phot. 11. Dsgl. Späteres Stadium; E in zwei Stränge gespalten. 230:1.

Tafel 39.

- Phot. 12. Querschnitt durch den Metathorax. Die Anlage B setzt sich in Verbindung mit einem larvalen Dorsoventralmuskel. 230:1.  
 Phot. 13. Dsgl. Späteres Stadium. Der Larvenmuskel in voller Histolyse. 300:1.  
 Phot. 14 a und b. Aufnahme derselben Stelle bei verschiedener Einstellung. Larvenmuskel in Histolyse. Larvale Muskelkerne (lmk) in multipler Teilung (mb)? 500:1.  
 Phot. 15. Schräger Schnitt durch den Thorax der Imago von *Pachygaster*. 75:1.  
 Phot. 16. Schnitt durch die Puppe. Epidermis in lange Tonofibrillen umgewandelt. (Die Muskeln haben sich durch die Konservierung von ihrer zukünftigen Sehne losgelöst; doch findet man oft noch den natürlichen Zusammenhang gewahrt.) 300:1.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Über den Bau der Augen von *Ocypoda ceratophthalma* Fabr.

Von

**J. Dembowski.**

(Aus dem Zootomischen Institut der Kais. Universität St. Petersburg.)

Mit Tafel 40.

Im Jahre 1904 veröffentlichte FRANZ DOFLEIN seine große Monographie über die von der Valdivia-Expedition 1898/1899 gesammelten Brachyura.<sup>1)</sup> Im zweiten Teil der Monographie, die die Sinnesorgane zum Gegenstand hat, beschreibt DOFLEIN besonders ausführlich den Bau der Augen; hierbei führt er interessante Tatsachen über den Einfluß des Mediums auf die Form und den inneren Bau des Sehapparats an. Dieser Einfluß ist dermaßen bedeutend, daß z. B. bei 4 Tiefseeformen, *Cyclodorippe dromioides* ORTM., *Phy-sachaeus ctenurus* ALC., *Trichopeltarium alcocki* DOFL. und *Pinnotheres tridacnae* KÜPP., die für die Decapoden typischen euconen Augen infolge einer Reduktion unter dem Einfluß des Lichtmangels sich in acone umgewandelt haben. Bei 3 anderen Formen: bei *Cyclodorippe uncifera glaucoma* ALC., *Ocypoda ceratophthalma* FABR. und *Menaethius monoceros* LATR., haben die Augen einen pseudoconen Bau.

Diese Befunde sind etwas ungewöhnlich. Pseudocone Augen,

---

1) F. DOFLEIN, Brachyura, in: Wissensch. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-expedition, Vol. 6, 1904.

von denen ausschließlich weiter unten die Rede sein wird, sind bisher nur bei einigen Dipteren bekannt gewesen, bei denen sie GRENACHER<sup>1)</sup> gefunden hat. Bereits a priori fällt die Unwahrscheinlichkeit einer derartigen Konvergenz im Bau des Sehorgans bei zwei dermaßen verschieden organisierten und unter vollkommen abweichenden Bedingungen lebenden Tiergruppen auf. Ich habe daher eine Prüfung der Angaben DOFLEIN's unternommen, welche um so notwendiger erscheint, als diese Befunde bereits in Lehrbücher aufgenommen worden sind. DOFLEIN rechnet die Augen der 3 oben erwähnten Formen pseudoconen Augen aus folgenden Gründen zu. Den Arten, bei denen der Krystallkegel fehlt oder optisch untätig ist, gehören die Formen an, „bei denen die Krystallkegel aus so lockerer Substanz aufgebaut sind, daß man die Augen als pseudokone Augen bezeichnen muß“. <sup>2)</sup> Und fernerhin: bei *Ocypoda ceratophthalma* und *Menaethius monoceros* finden wir da „an Stelle der Krystallkegel eine schaumartige Substanz, kaum lichtbrechend, deren Anblick sehr absticht von allem, was wir bisher von Krystallkegeln kennen gelernt haben. Vielleicht war sie beim lebenden Tier vollkommen homogen, durchsichtig und von sehr geringer Lichtbrechung. Jedenfalls müssen wir sie als einen Pseudoconus bezeichnen, wie GRENACHER (1879) ihn bei zahlreichen Insekten fand“. <sup>3)</sup>

Auf p. 226 der Monographie gibt DOFLEIN die einzige Abbildung des Ommas von *Ocypoda ceratophthalma*, auf welcher an Stelle des Kegels eine schaumige Masse von unbestimmtem Bau und Form dargestellt ist. Aus dem Mitgeteilten folgt, daß DOFLEIN den Kegel von *Ocypoda* für einen Pseudoconus auf Grund seines schwammigen, lockeren Baues hält und daß die Bezeichnung „Pseudoconus“ von ihm im Sinne GRENACHER's angewandt worden ist. Beide Schlüsse DOFLEIN's sind jedoch irrtümlich. Erstens ist der Kegel von *Ocypoda* ein typischer Euconus, dessen Aussehen durchaus nicht „absticht von allem, was wir bisher von Krystallkegeln kennen gelernt haben“, zweitens legt DOFLEIN dem Begriff Pseudoconus einen besonderen Sinn bei, der mit der Beschreibung GRENACHER's nichts gemein hat. Im pseudoconen Auge ist nach GRENACHER ein Gebilde vorhanden, welches nur funktionell einem Kegel entspricht, morphologisch jedoch

---

1) H. GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen, Göttingen 1879.

2) DOFLEIN, l. c., p. 211.

3) l. c., p. 225.

nichts gemein hat weder mit einem Kegel noch mit Krystallzellen<sup>1)</sup> (d. h. mit Zellen, die im euconen Auge unmittelbar unterhalb der Linse liegen). Ferner schreibt GRENACHER: „scheiden die vier Krystallzellen beim pseudoconen Auge eine weiche, halb oder ganz flüssige Substanz aus, die, zusammengehalten durch trichterförmig gestaltete Hauptpigmentzellen, funktionell dem Krystallkegel zu vergleichen ist.“<sup>2)</sup> Den Hauptunterschied im Bau des pseudoconen und euconen Auges sieht GRENACHER schließlich darin, daß die halbflüssige Masse des Pseudoconus, „ist aber vor den Zellen gelegen, durch deren Thätigkeit sie entstanden ist, — zwischen denselben und der Facette“.<sup>3)</sup> Dementsprechend liegen die SEMPER'schen Kerne, d. h. die Kerne der Krystallzellen, zwischen dem Kegel und der Retinula. Die Beschreibung von DOFLEIN stimmt mit dieser Definition nur in einem Punkt überein: daß nämlich der Kegel von *Ocypoda* aus lockerem Gewebe besteht. Leider kann jedoch dieser Umstand nicht für ein entscheidendes Moment in der Bestimmung des Typus eines Auges angesehen werden. Wenn DOFLEIN findet, daß der Kegel von *Ocypoda* als ein Pseudoconus angesehen werden muß, „wie GRENACHER (1879) ihn bei zahlreichen Insekten fand“, selber jedoch die SEMPER'schen Kerne an dem für die euconen Augen normalen Platz abbildet<sup>4)</sup>, so kann ich nur zugeben, daß DOFLEIN die Arbeit von GRENACHER unbekannt geblieben ist.

Daß der Kegel von *Ocypoda ceratophthalma* nicht ein unbestimmtes Gebilde darstellt, sondern einen für den Euconus typischen Bau hat, das zu beweisen ist das Hauptziel meiner Arbeit.

### Methodik.

Zu meiner Verfügung standen mir einige Augen von *Ocypoda ceratophthalma*, die von Herrn Dr. V. A. DOGIEL im Roten Meer, in Tor auf der Sinaihalbinsel, gesammelt wurden. Die Augen waren mit Sublimat und Essigsäure fixiert worden.

Das Objekt wurde mehrere Tage lang mit 5%iger Salpetersäurelösung behandelt zwecks Entfernung der Kalksalze und Aufweichung des Chitins. Salpetersäure löst das helle Pigment; diese schädigende Einwirkung ist jedoch infolge der dicken Chitin-

1) GRENACHER, l. c., p. 75.

2) GRENACHER, l. c., p. 88.

3) GRENACHER, l. c. p. 88.

4) DOFLEIN, l. c., p. 226, fig. 35.

schicht recht unbedeutend, wovon ich mich an einigen Kontroll-exemplaren habe überzeugen können.

Die Augen wurden zunächst in Kolloxylin und darauf durch Chloroform in Paraffin nach dem von WILHELMI<sup>1)</sup> empfohlenen Verfahren eingebettet.

Zum Schneiden derartig harter und spröder Objekte auf dem Mikrotom sind einige Vorsichtsmaßregeln notwendig. Sehr günstig ist das Anfeuchten des Blockes vor jedem Schnitt mit dünner Kolloxylinlösung, welche fast augenblicklich verdunstet und auf dem Block ein dünnes Häutchen hinterläßt, das das Ausfallen der festen Teile des Objekts verhindert. Ungeachtet dessen gelingt es fast nie, eine vollständige Schnittserie zu erhalten.

Die Schnitte wurden mit Eiweiß auf dem Objektträger aufgeklebt, bis zum absoluten Alkohol hindurchgeführt und darauf auf dem Glase mit derselben Kolloxylinlösung angefeuchtet.<sup>2)</sup> Mit dem hierdurch entstandenen Schutzhäutchen wird aus den Präparaten das Pigment entfernt, worauf dieselben gefärbt und in Balsam eingeschlossen werden. Werden der Untersuchung nur die weichen Teile der Augen unterworfen, so ist es am zweckmäßigsten, nach der Härtung der Objekte in absolutem Alkohol von denselben vermittels Nadeln die Cuticula zu entfernen und sie darauf in gewöhnlicher Weise einzubetten.

Die Entfernung des Pigments war nach dem Verfahren von WIDMANN<sup>3)</sup>, welches als das schonendste und wirksamste angesehen werden muß, ausgeführt worden. Zur Beschleunigung des Auswaschens des Chlors ist Hinzufügung einer gewissen Menge von Antichlor ( $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ ) zu empfehlen.

Von Farbstoffen habe ich beständig Hämalan von MAYER und Eosin oder Kongorot angewandt, für feinere Bilder Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

### Die äußere Ansicht des Auges (Fig. 1).

Das Auge von *Ocypoda ceratophthalma* hat eine Länge von ca. 1,5 cm. Der Augenstiel setzt sich distal unmittelbar in ein

1) s. LEE-MAYER, Grundzüge der mikr. Technik, 4. Aufl. 1910, p. 112.

2) cf. HESSE, Untersuch. über die Organe d. Lichtempf. bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, 1901.

3) cf. J. SOKOLOW, Ueber den Bau der Pantopodenaugen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 98, 1911, p. 342.

dünnes, bis 1 cm langes Augenhorn fort. Der optische Teil des Auges umgibt den Stiel von der Bauchseite, während derselbe an der Rückenseite unterbrochen ist, so daß er das Aussehen eines unvollständigen Ringes hat. Von außen hat das Auge eine gelblich-grüne Farbe, da das schwarze Retinapigment von dem stark entwickelten hellen, in den Hauptpigmentzellen und zwischen den Kegeln eingeschlossenen Irispigment verdeckt wird.

### Cornea.

Die Cornea besteht aus fast regelmäßigen sechseckigen Facetten (Fig. 3). Auf Schnitten senkrecht zur Augenoberfläche (Fig. 4) hat die Linse eine fast prismatische Form mit etwas konkaver peripherer und konvexer innerer Oberfläche. Jede Linse besteht deutlich aus 3 Schichten: von außen ist die Cornea von einer dünnen, strukturlosen, sich intensiv färbenden Cuticula bedeckt, auf welche eine mächtige, feingestreifte Chitinschicht folgt; von innen ist die Linse schließlich von einer dünnen, hellen, strukturlosen Chitinlamelle, die der Länge nach durch eine dunkle Linie geteilt wird, überzogen.

### Krystallzellen.

Dieselben werden von 4 flachen (Fig. 4 *Kz*) Zellen mit stark gekörntem Protoplasma dargestellt. Ihre Kerne oder die sogenannten SEMPER'schen Kerne (Fig. 5 *k*) liegen im distalen Kegelabschnitt. Dem Wesen nach stellt bei den erwachsenen Formen der Kegelquadrant und die ihm entsprechende Krystallzelle eine einzige Zelle mit dem Kern auf der Grenze beider Abschnitte dar. Wichtig ist die Tatsache, daß die Krystallzellen zwischen dem Kegel und der Linse liegen, da sie den Beweis für den euconen Bau des Auges liefert.

Hypodermalzellen oder sog. Corneageenzellen, die nach der Arbeit von PATTEN<sup>1)</sup> überall gefunden worden sind, habe ich nicht wahrnehmen können, wahrscheinlich infolge einer unvollkommenen Fixierung.

### Krystallkegel.

Der distal verbreiterte, proximal verschmälerte Kegel von *Ocypoda* hat das Aussehen eines Kolbens (Fig. 5). Er besteht deutlich

1) W. PATTEN, Eyes of Molluscs and Arthropods, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 6, 1886.

aus 4 der Länge nach ausgezogenen Zellen, die sich im Achsenteil des Kegels seiner ganzen Länge nach berühren (Fig. 5a, 5b, 5c). Proximal endigen die 4 Kegelzellen in 4 kurzen Zacken, die das Ende des Rhabdoms umfassen (Fig. 8). 2 Kegelzellen haben eine etwas geringere Größe im Vergleich mit den beiden anderen; ihr Protoplasma ist hell, fein gekörnt, stellenweise von netzförmigem Bau. Das Protoplasma der beiden anderen Zellen ist gröber gekörnt, färbt sich intensiver und weist keinerlei Spur eines netzförmigen Baues auf. Die Anordnung der „dunklen“ und „hellen“ Zellen ist eine sehr regelmäßige, wie es Fig. 6 zeigt. Der Unterschied der Zellen wird im distalen Teil des Kegels im Gebiet der Krystallzellen (Fig. 5a) ausgeglichen, während er im proximalen Teil (Fig. 5c) scharf hervortritt. Gewöhnlich fällt ein Längsschnitt durch den Kegel schräg zur gegenseitigen Anordnung der Zellen, infolgedessen auf einen typischen Längsschnitt 3 Zellen getroffen werden (Fig. 5).

Der Kegel von *Ocypoda* unterscheidet sich in nichts wesentlichem von dem gewöhnlichen Euconus.

### Retinula.

Die zylindrische Retinula ist stark in die Länge ausgezogen (Fig. 9 u. 9a). Sie besteht aus 7 (der normalen Zahl für Decapoden) schmalen, langen Zellen mit fast homogenem, etwas vacuolisiertem (Fig. 11a) Protoplasma und einem großen ovalen Kern. 6 dieser Kerne liegen ungefähr in einer Ebene im oberen Teil der Retinula, der 7. an ihrem distalen Ende (Fig. 9a u. 11b *Krz*).

Das distale Ende der Retinula ist etwas verbreitert und abgerundet. Auf einem Querschnitt durch dieselbe läßt sich erkennen, daß die Retinulazellen in Form einer Rosette um das Rhabdom gelagert sind, welches die Retinula der Länge nach durchzieht (Fig. 11a u. 11b). Proximal durchsetzen die Retinulazellen die Membrana basilaris und setzen sich unmittelbar in Nervenfasern fort (Fig. 9a, 13). Die Retinulae sind im Auge nach dem tetragonalen Typus (Fig. 10) angeordnet.

### Rhabdom.

Das Rhabdom ist ein gerades zylindrisches Gebilde mit abgerundeten Enden (Fig. 9a u. 8). Das distale Ende desselben wird von den 4 Fortsätzen der Kegelzellen umfaßt, das proximale stößt

an die Membrana basilaris. Sein Verhalten zu den Retinulazellen ist auf den Figg. 11a u. 11b dargestellt. Das Rhabdom ist seiner ganzen Länge nach mit queren Einschnürungen versehen (Fig. 12). Auf dem Querschnitt ist keinerlei Spur einer Verschmelzung des Rhabdoms aus einzelnen Rhabdomeren zu erkennen.

### Der Nervenapparat.

Der Nervenapparat der Augen von *Ocypoda* weist nichts Abweichendes auf, infolgedessen werde ich denselben nur im allgemeinen beschreiben. Eine ausführliche Darstellung der Nervenelemente der Augen sowie die entsprechende Literatur gibt VIALLANES.<sup>1)</sup> Der Sehnerv bildet bei seinem Eintritt ins Auge 4 Ganglien (Fig. 17). Das erste Ganglion, die sogenannte Ganglionplatte, gibt den einzelnen Nervenfaserbündeln den Ursprung, die zur Retinula verlaufen. Die Ganglionplatte ist aufs engste mit dem zweiten sichelförmigen Ganglion verschmolzen; von ihm entspringen feine Fasern zum kompakten dritten Ganglion. Letzterer ist dem vierten, dem größten, der in den Sehnerv übergeht, angelagert. Im vierten Ganglion sind deutlich zahlreiche Nervenfaserkreuzungen zu erkennen.

Die von der Ganglionplatte abgehenden Fasern verbreitern sich bei der Annäherung an die Retinula, zerfallen in sekundäre Bündel (mit je 7 Fasern in jedem Bündel), durchsetzen die Membrana basilaris und gehen unmittelbar in Retinulazellen über (Fig. 13).

### Pigmentzellen.

Zwischen den Kegeln, sowohl in dem Raume zwischen den Krystallzellen als auch zwischen den proximalen Teilen der Kegel, liegt das grünlich-gelbe Iripigment. Das Pigment in den viereckigen Räumen zwischen den Krystallzellen und den distalen Kegelabschnitten entspricht seiner Lage nach den Hauptpigmentzellen. Ich habe jedoch hier weder Kerne noch bestimmte Zellgrenzen wahrnehmen können. Besonders stark entwickelt ist das helle Pigment zwischen den proximalen Abschnitten der Kegel (Fig. 7 *Ip*), wo es den ganzen Zwischenraum ausfüllt. Eine derartige große Menge hellen Pigments im Ocypodenaue, welches von außen vollkommen das dunkle Retinapigment verdeckt, muß mit der Lebensweise

---

1) M. VIALLANES, in: Ann. Sc. nat. (6), Vol. 17, 1884 und (7) Vol. 13, 1892.

dieser Form in Zusammenhang gebracht werden. Wie bekannt, lebt *Ocypoda ceratophthalma* auf dem Lande in der indo-pazifischen Region, d. h. in einem beständigen starken Lichte. Das helle Pigment kann hierbei eine Schutzwirkung ausüben, indem es das Auge vor dem Überfluß an Licht-, hauptsächlich jedoch an Wärmestrahlen schützt und nur die erforderliche Oberfläche — diejenige der Quersprojektion des Rhabdoms — freiläßt.

Das schwarze Pigment umgibt die Retinula und die Nervenfasern. Das proximale zugespitzte Kegelende ist frei von schwarzem Pigment.

Das distale Retinulaende ist von 2 großen Pigmentzellen bedeckt (Figg. 7, 9 *Pg*), die von Körnern eines fast schwarzen, vollkommen undurchsichtigen Pigments erfüllt sind. Diese Zellen stoßen distal aneinander, indem sie dem Rhabdom fast anliegen; proximal verschmälern sie sich allmählich und verzweigen sich in miteinander anastomosierende Fortsätze, die die Retinula netzförmig umflechten (Fig. 9 *Pf*). An der Membrana basilaris verdicken sich die Fortsätze zu großen kompakten Ballen.

Zwischen den Retinulazellen erstrecken sich in der Querrichtung desgleichen pigmentierte Plasmazüge, deren Anordnung auf dem Querschnitt auf der Fig. 10 zu erkennen ist. Ein jeder dieser Fortsätze erstreckt sich teilweise zwischen die Retinulazellen und bis an das Rhabdom (Fig. 11 a u. 11 b *Pf*).

Einzelne Körner des schwarzen Pigments sind im Protoplasma der Retinulazellen verstreut und umgeben in Gestalt eines feinen Ringes das Rhabdom. Von sämtlichen Retinulaelementen ist somit nur das Rhabdom für Licht vollkommen durchgängig.

Das schwarze Pigment umflecht schließlich in Form eines Netzes die Retinula-Nervenfaserbündel. Besonders dicht ist dieses Netz im distalen Abschnitt der Bündel (Fig. 9 *nfb*), erstreckt sich jedoch bis zur Ganglienplatte.

### Augenhorn.

Das Augenhorn von *Ocypoda* ist ein hohles Organ mit einer dicken Chitinmembran. In der letzteren sind dieselben 3 Schichten wie in der Linse zu erkennen (Fig. 16). Einwärts liegt der Chitindecke eine Hypodermissschicht an. Die Wand des Augenhorns ist von wenigen Kanälen durchzogen, in denen Haare stecken. Diese Kanäle erstrecken sich bis zum Hohlraum des Augenhorns (Fig. 14a *H*) und sind im Auge selber auf dessen dorsaler Seite wahrnehmbar.



Das Gewebe des Haares beginnt in der Hypodermis (Fig. 16), füllt die Lichtung des Kanals vollkommen aus, zieht in der Höhe der Cuticula durch ringförmige Stützgebilde (Fig. 16 *ch. r*) hindurch und erstreckt sich nach außen in Gestalt eines feinen Haares.

Der Hohlraum des Augenhorns ist von einem lockeren Gewebe mit unregelmäßig verstreuten Kernen (Fig. 14 b *Bg*) angefüllt. In den Knotenpunkten des Gewebes liegen im distalen Abschnitt des Hornes wenig zahlreiche Drüsen, während im proximalen Teile die Drüsen fast den ganzen Hohlraum ausfüllen (Fig. 14 u. 14 e *Adv*). Jede derartige Drüse stellt ein rundes oder etwas gestrecktes Gebilde dar (Fig. 15 u. 15 a), die aus mehreren Dutzenden von Zellen bestehen. Die Zellen haben einen großen Kern und an der Peripherie körniges Protoplasma; im zentralen Teil der Zelle ist dasselbe in der Umgebung des kleinen runden oder spaltförmig ausgezogenen Hohlraumes mit einem durchsichtigen, homogenen Secret angefüllt; infolgedessen ist im Innern der Drüse, um den Zentralkanal, eine durchsichtige, ungeachtet der bisweilen unregelmäßigen Form der Drüse stets runde Secretzone gelegen. Bisweilen ist um die Drüse herum eine sehr feine zarte Membran, gleichsam eine *Membrana propria*, zu erkennen. Ausführungsgänge habe ich an den Drüsen nicht gesehen. Ihrem Bau nach entsprechen diese Gebilde den einfachen Hautdrüsen, wie sie bei Decapoden von mehreren Autoren (z. B. HERRICK) beschrieben worden sind.

Das Augenhorn entbehrt augenscheinlich jeglicher größerer Öffnungen. Im Auge selber ist auf der dorsalen Seite eine starke Chitinverdickung (Fig. 14 d *Ch. v*) längs dem ganzen Auge, gleichsam eine Art von Stützgebilde, vorhanden. Dieses Gebilde ist von innen von Hypodermis ausgekleidet, welcher wenige Drüsen anliegen (*Adv*). Drüsen sind somit längs des ganzen Auges vorhanden.

Der Drüsenkomplex ist von dem optischen Teile des Auges durch eine dünne Membran, eine unmittelbare Fortsetzung der Hypodermis, geschieden. Gleiche Drüsen sind auch längs des ganzen Stieles angeordnet.

### Zusammenfassung.

Das Auge von *Ocypoda ceratophthalma* FABR. ist von DOFLEIN irrtümlich als ein *pseudocones* beschrieben worden. Tatsächlich weist sein Krystallkegel den für *eucone* Augen typischen Bau auf, wobei die Krystallzellen zwischen dem Kegel und der Linse

liegen, d. h. ein derartig gestaltetes Auge muß entsprechend der Definition von GRENACHER als *eucones* bezeichnet werden.

Das Auge ist mit einem langen Augenhorn versehen; dieses stellt ein drüsiges Organ dar, dessen Hohlraum von einem lockeren Bindegewebe und Drüsengruppen angefüllt ist. Weder Drüsenausführungsgänge noch Öffnungen in der Wand des Augenhorns habe ich wahrnehmen können. Drüsen sind auch im Auge selber auf der dorsalen Seite desselben vorhanden; von dem optischen Anteil des Auges sind sie durch eine hypodermale Membran geschieden.

Zum Schluß halte ich es für meine Pflicht, Herrn Dr. V. A. DOGIEL meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die gütige Überlassung des Materials und für den beständigen freundlichen Beistand bei der Arbeit.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 40.

Fig. 1. Auge in toto; links von der dorsalen, rechts von der ventralen Seite.

Fig. 2. Schema eines Ommas. *cut* Cuticula. *L* Linse. *Kz* Krystallzellen. *Sk* SEMPER'sche Kerne. *Kk* Krystallkegel. *Pg* Retinulapigment. *R* Retinula. *rh* Rhabdom. *m.b* Membrana basilaris. *n.opt* Sehnerv. — Diese Bezeichnungen beziehen sich auf sämtliche Figuren.

Fig. 3. Eine einzelne Corneafacette von der Oberfläche.

Fig. 4. Durchschnitt durch die Linse und die Krystallzellen. *Hpr* grünlich-gelbes Pigment, dessen Anhäufung der Lage nach einer Hauptpigmentzelle entspricht.

Fig. 5. Längsschnitt durch den Kegel. Der Schnitt hat 3 Zellen getroffen. Fig. 5a. Querschnitt durch den Kegel im Gebiete der Krystallzellen. Es sind das gleichmäßig granulierte Protoplasma und 4 SEMPER'sche Kerne sichtbar. Fig. 5b. Durchschnitt durch den distalen Kegelabschnitt. Fig. 5c. Durchschnitt durch den verschmälerten, proximalen Teil des Kegels.

Fig. 6. Die Anordnung der Kegel und der sie zusammensetzenden Zellen auf einem Querschnitt.

Fig. 7. Der proximale Abschnitt zweier Kegel und der distale Teil der Retinula. *Ip* Irispigment. *Pz* Pigmentzellen der Retinula. *Krz* Kern einer Retinulazelle. *rz* Retinulazelle. *Pf* Fortsatz einer Pigmentzelle.

Fig. 8. Die Verbindung des proximalen Kegelabschnittes mit dem Rhabdom.

Fig. 9. Die Retinula in toto. *Kk* Ende des Krystallkegels. *nfb* pigmentiertes Nervenfaserbündel. Fig. 9a. Eine vom Pigment befreite Retinula, die Pigmentzellen sind nur in Konturen angegeben.

Fig. 10. Anordnung der Retinulae auf dem Querschnitt.

Fig. 11. Querschnitt durch den distalen Abschnitt der Retinula.

Fig. 11a. Schnitt durch den mittleren Teil der Retinula. *Pf* Pigmentfortsatz.

Fig. 11b. Schnitt im Gebiet der 6 Kerne.

Fig. 12. Rhabdom.

Fig. 13. Vereinigung des Nervenfaserbündels (*nfb*) mit den Retinulae.

Fig. 14. Querschnitt durch den distalen Teil des Augenhornes. Ein Hohlraum ist noch nicht vorhanden; sichtbar sind die Haarkanäle.

Fig. 14a. Ein etwas tiefer gelegener Schnitt. *H* Haarkanäle.

Fig. 14b. Ein noch tiefer gelegener Schnitt; die Hypodermis (*hyp*) hat sich von der Chitindecke abgelöst (Kunstprodukt). *Bg* Bindegewebe. *Adr* Augendrüsen.

Fig. 14c. Durchschnitt durch das Augenhorn im Gebiete seiner Verbindung mit dem Auge. Der optische Anteil des Auges verdeckt von der ventralen Seite zum Teil die Basis des Hornes.

Fig. 14d. Querschnitt durch den mittleren Teil des Auges. *C* Cornea. *G. o* Querschnitt durch das 1. Ganglion (Ganglionplatte). *hyp* Hypodermis. *Ch. v* Verdickung der Chitindecke.

Fig. 15 u. 15a. Augendrüsen. Die auf Fig. 15 abgebildete Form ist die seltenere, die auf Fig. 15a wiedergegebene die typische.

Fig. 16. Längsschnitt durch ein Haar. *Ch* Chitinring. *hyp* Hypodermis.

Fig. 17. Schema des Ganglienapparats. 1, 2, 3, 4 die 4 Ganglien. *n. opt* zu den Retinulae abgehende Nerven. *N* Sehnerv.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Zur Kenntnis des männlichen Geschlechtsapparats einiger Acanthocephalen von Fischen.

Von

**Willy Bieler.**

(Aus dem Zoologischen Museum der Universität Königsberg i. Pr.)

Mit Tafel 41 und 15 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

- A. Einleitung.
  - Material.
  - Untersuchungsmethoden.
- B. Beschreibung des männlichen Geschlechtsapparats.
  - 1. *Acanthocephalus lucii* (MÜLL.).
  - 2. *Acanthocephalus anguillae* (MÜLL.).
  - 3. *Echinorhynchus gadi* MÜLL.
  - 4. *Echinorhynchus salmonis* MÜLL.
  - 5. *Pomphorhynchus aëvis* (MÜLL.).
  - 6. *Neorhynchus rutili* (MÜLL.).
  - 7. *Neorhynchus agilis* HAMANN.
  - Anhang: Über Acanthocephalen mit nur einem Hoden.
- C. Schlußfolgerungen.

## A. Einleitung.

Obwohl in den beiden Jahrzehnten nach dem Erscheinen der für die Anatomie der Acanthocephalen grundlegenden Arbeiten von SÆEFFTIGEN (1884), HAMANN (1891) und KAISER (1891—1893) eine ver-

hältnismäßig große Zahl von Abhandlungen über diese Tiergruppe veröffentlicht worden sind, so hat doch unsere Kenntnis über die anatomischen Verhältnisse eine nur recht geringfügige Erweiterung erfahren. Denn, soweit ich einen Überblick über diese Literatur besitze, ist sie fast durchweg systematischen Inhalts, ein Umstand, der um so seltsamer anmuten muß, wenn man in Betracht zieht, daß während dieses Zeitraumes mehrere neue Gattungen aufgestellt worden sind, die sich jedoch in der Hauptsache auf äußere Formverhältnisse beziehen, die Anatomie der in Frage kommenden Arten aber nur wenig oder fast gar nicht berücksichtigen.

Der Erste, der meines Wissens Differenzen im anatomischen Bau der einzelnen Acanthocephalenarten zum Zwecke einer Systematik dieser Helminthengruppe in Anspruch genommen hat, ist wohl HAMANN (1895) gewesen. Der gleiche Weg wurde erst wieder nach einem Zeitraum von anderthalb Jahrzehnten beschritten, nämlich in der systematischen Bearbeitung der in der Süßwasserfauna Deutschlands vorkommenden Acanthocephalen von LÜHE (1911).

LÜHE gelangte zu der Überzeugung, daß die Differenzen im Bau des Genitalapparats der einzelnen Arten für ihre systematische Stellung von nicht unwesentlicher Bedeutung sind. Er mußte jedoch von ihrer Berücksichtigung Abstand nehmen, da sie von ihm selbst noch nicht genügend untersucht waren. Auch konnten hierfür die oben erwähnten Arbeiten von SAEFFTIGEN, HAMANN und KAISER nicht in Betracht kommen, weil in ihnen die Anatomie der Geschlechtsorgane nur im allgemeinen beschrieben wird, die für die verschiedenen Species in dieser Hinsicht charakteristischen Merkmale aber entweder gar keine Beachtung finden oder doch nicht zur Genüge als solche hervorgehoben werden. So machte mir denn mein hochverehrter Lehrer Herr Geheimrat BRAUN den Vorschlag, die bekannteren im Darm unserer einheimischen Fische vorkommenden Acanthocephalen in Rücksicht auf den anatomischen Bau ihrer Geschlechtsorgane einer Durchsicht zu unterziehen. Leider mußte ich mich bei dem Versuch einer Lösung dieser Aufgabe auf die Untersuchung der männlichen Individuen beschränken, da sich einerseits bei der technischen Behandlung des Materials größere Schwierigkeiten ergaben, als ich anfänglich erwartet hatte, andererseits aber auch, sollten meine Untersuchungsergebnisse einigen Anspruch auf Richtigkeit haben, für jede Species eine größere Anzahl von Längs- und Querschnittserien gebraucht wurden, für deren Herstellung naturgemäß ein großer Teil der mir zur Verfügung stehenden Zeit

nötig war. Hoffentlich gelangt jedoch auch recht bald der zweite Teil der mir ursprünglich zugefallenen Aufgabe zur Bearbeitung, denn erst dann wird es sich ermöglichen lassen, die gewonnenen Resultate endgültig für die Systematik der Acanthocephalen zu bewerten.

### Material.

Soweit ich gezwungen war, mir das für meine Arbeit notwendige Material selbst zu beschaffen, untersuchte ich Fische, die ich zum größeren Teil [*Pleuronectes flesus* L., *Lucioperca lucioperca* (L.), *Perca fluviatilis* L., *Lota lota* (L.), *Esox lucius* L., *Cyprinus carpio* L.] von dem Königsberger Fischmarkt, zum kleineren (*Pleuronectes flesus* L., *Gadus morrhua* L.) von Fischern in den Ostseebädern Rauschen und Cranz bezog. In liebenswürdigster Weise unterstützte mich Herr Geheimrat BRAUN durch Überlassung von für Museumszwecke benötigten Fischen bzw. deren Eingeweiden. Auch von dem Vorgenannten sowie den Herren Prof. Dr. LÜHE, Veterinärarzt SKRJABIN und cand. rer. nat. SCHUMACHER gesammelte Acanthocephalen durfte ich in meinem Interesse verwenden. Der größere Teil des während meiner Untersuchungen verarbeiteten Materials entstammte jedoch den Sammlungen des hiesigen Zoologischen Museums. So konnte ich insgesamt 7 Arten untersuchen, von denen für 4 in dieser Hinsicht überhaupt keine oder nur völlig unzureichende Angaben vorlagen. Außerdem konnte ich noch an 2 Species eine Abnormität feststellen, deren Beschreibung ich meiner Arbeit angefügt habe.

Die beigegebenen Tafelfiguren wurden mir freundlichst von Herrn Prof. Dr. LÜHE zur Verfügung gestellt, auf dessen Veranlassung sie zu ursprünglich anderen Zwecken von Fräulein G. BURDACH nach gefärbten Präparaten ausgeführt wurden. Die Textabbildungen habe ich selbst gezeichnet.

### Untersuchungsmethoden.

Die technische Behandlung der Acanthocephalen gestaltet sich dadurch besonders schwierig und zeitraubend, daß die Tiere äußerst leicht schrumpfen. Von vornherein muß ich gestehen, daß keine der von mir im Verlauf meiner Arbeit angewandten Methoden den an sie gestellten Anforderungen in vollem Umfange genügt.

Zur Konservierung und Fixierung der Objekte verwandte ich zunächst eine auf etwa 60° erhaltene kaltgesättigte Lösung von Queck-

silberchlorid in physiologischer Kochsalzlösung, der ich bis zu 5% Eisessig zugesetzt hatte. Später benutzte ich dieselbe Lösung, aber ohne sie vorher zu erwärmen. Zuletzt versuchte ich dann noch auf Anraten von Herrn Geheimrat BRAUN zur Konservierung ein Gemisch von absolutem Alkohol mit ca. 5% Eisessig, mit dem ich im allgemeinen wohl die besten Resultate erhielt. In allen diesen Lösungen verblieben die Objekte je nach der Größe 5—15 Minuten. Sehr große Vorsicht mußte ich bei der Erhöhung bzw. Erniedrigung der Alkoholstufen walten lassen.

Als Farbstoffe für Totalpräparate benutzte ich Thionin oder Boraxkarmin. Das erstere hat meiner Ansicht nach vor dem letzteren den Vorzug, da ich damit stets eine gleichmäßig gute Durchfärbung der Objekte erzielte. Mit Boraxkarmin dagegen wurde selbst nach einer Einwirkung des Farbstoffes von 24 Stunden in einigen Fällen zwar das Vorderende der Tiere sehr stark gefärbt, das Hinterende aber fast gar nicht, eine Erscheinung, über deren Ursachen ich mir leider nicht klar werden konnte, zumal ich mit Boraxkarmin sogar bei denselben Arten häufig auch recht befriedigende Resultate erhielt.

Zum Aufhellen und Einbetten der Totalpräparate versuchte ich zunächst Cedernholzöl. Von dieser Methode kam ich aber sehr bald ab, da das Cedernholzöl in seiner Anwendung zum Einbetten recht unangenehme Eigenschaften zeigt. Statt seiner benutzte ich dann zum Aufhellen Xylol und führte danach die Objekte in Canadabalsam über. Da man bei allen diesen Methoden besonders darauf zu achten hat, daß Schrumpfungen vermieden werden, verfuhr ich in folgender Weise: ich brachte zunächst die mit absolutem Alkohol genügend entwässerten Tiere in eine Mischung von 5 Teilen absolutem Alkohol und 1 Teil Xylol, erhöhte dann nach und nach den Prozentgehalt an Xylol, bis ich sie ohne Gefahr in reines Xylol überführen konnte. Ähnlich verfuhr ich dann, um die Objekte in Canadabalsam zu bringen, indem ich dem Xylol allmählich so viel Canadabalsam zufügte, bis die Lösung anfang zähflüssig zu werden.

Zur Untersuchung im Schnitt bettete ich die Objekte in Paraffin ein, indem ich dabei im wesentlichen der von KAISER (1. Teil, p. 5 u. 6) angegebenen Methode folgte. Mehrere anfängliche Fehlschläge führten mich allerdings zu der Überzeugung, daß diese in der von ihm beschriebenen Form für größere Objekte wohl geeignet erscheinen mag, für kleinere und kleinste, mit denen ich es fast ausschließlich zu tun hatte, aber wegen der leicht eintretenden Schrumpfung des Materials nicht ausreichend ist. Ich sah mich



daher veranlaßt, bei dem Ersatz des Alkohols durch Benzol und des letzteren wieder durch Paraffin größere Vorsicht anzuwenden. Aus diesem Grunde schlug ich folgenden leider recht zeitraubenden Weg ein: die Objekte werden zunächst zur leichteren Durchtränkung in Stücke geteilt. Für die in Betracht kommenden männlichen Individuen der von mir untersuchten Fischacanthocephalen genügt dabei durchweg Halbierung. Nachdem man sie längere Zeit, mindestens 24 Stunden, in absolutem Alkohol belassen hat, fügt man auf ca. 2—3 ccm absoluten Alkohol halbstündlich je einen Tropfen Benzol hinzu. Dieses Verfahren setzt man so lange fort, bis das Benzol-Alkoholgemisch einen höheren Gehalt an Benzol angenommen hat, was sich dadurch zu erkennen gibt, daß die beim Zugeben des Benzols entstehende Wallung schwächer geworden ist; erst dann kann man eine größere Menge Benzol hinzusetzen. Wenn die Mischung ungefähr das 8fache Volumen des ursprünglich verwandten Alkohols einnimmt, bringt man die Objekte in reines Benzol, wo sie längere Zeit, nicht unter 24 Stunden, bleiben. Um sie in Paraffin zu übertragen, sättigt man zunächst nach und nach kalt das Benzol mit Paraffin und setzt dann so viel Paraffin hinzu, daß das Volumen des Paraffins ungefähr gleich dem des Benzols ist. Dann bringt man das Ganze in einem Uhrglasschälchen in einen mit Thermo-regulator versehenen Paraffinschmelzofen, dessen Temperatur auf ungefähr 55—59° C eingestellt ist. Zur langsameren Konzentration des Benzol-Paraffingemisches mit Paraffin ist es zweckmäßig, den Ofen erst anzuheizen, nachdem man das Uhrglasschälchen mit den Objekten in ihn hineingesetzt hat. Wenn die Objekte ca. 4 Stunden in dem Benzol-Paraffingemisch gelegen haben, bringt man sie in reines Paraffin, das vorher geschmolzen war, und läßt sie nun hierin auf weitere 4 Stunden in dem Schmelzofen. Danach wird das Ganze rasch abgekühlt.

Außer dieser Methode versuchte ich dann noch die Doppel-einbettung in Celloidin-Paraffin, die ich aber bald aufgab, da ich mit ihr keine besseren Resultate erzielen konnte und sie im übrigen auch noch zeitraubender ist als die Benzol-Paraffinmethode.

Zur Schnittfärbung verwandte ich entweder die Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin oder noch besser die mit Boraxkarmin und BLOCHMANN'scher Lösung.

## B. Beschreibung des männlichen Geschlechtsapparats.

### 1. *Acanthocephalus lucii* (MÜLL.).

*Echinorhynchus lucii* MÜLL. = *Echinorh. angustatus* RUD.

Der in dem Darm einer ganzen Reihe unserer einheimischen Süßwasserfische sehr häufige *Acanthocephalus lucii* lag mir vor aus *Perca fluviatilis* L., wovon ich die Mehrzahl der von mir untersuchten Exemplare mit dem Parasiten infiziert fand. Hierbei fiel mir besonders auf, daß in diesem Wirt während der Wintermonate immer nur wenige Würmer vorhanden waren, wohingegen sie sich im Sommer fast stets in größerer Anzahl vorfanden. Ob aber wirklich mit der kälteren Jahreszeit allgemein eine Abnahme der Häufigkeit stattfindet, muß noch durch umfangreichere, speziell hierauf gerichtete Untersuchungen nachgeprüft werden, zumal ich diesen Schmarotzer sehr zahlreich in einem im Winter untersuchten Exemplar von *Lota lota* (L.) fand. Schließlich wurde er dann noch von mir geschlechtsreif in geringer Anzahl in *Esox lucius* L. und *Cyprinus carpio* L. gefunden. Es bestätigt sich somit also auch, daß Cypriniden, wenn auch nur selten, als Wirte dieses Parasiten in Betracht kommen, ein Vorkommen, das LÜHE (1911, p. 17) auf Grund seiner Erfahrungen noch für durchaus unerwiesen hielt.

Obwohl für die männlichen Genitalien von *Acanthocephalus lucii* recht ausführliche Beschreibungen von SAEFFTIGEN (1884) und KAISER (1891—1893) vorliegen, hielt ich es doch für zweckmäßig, diese Art zu untersuchen, um an bereits Bekanntes anknüpfen zu können. Außerdem lassen aber auch die Ausführungen dieser Autoren nicht immer mit völliger Sicherheit erkennen, ob sich die gemachten Angaben auf *Acanthocephalus lucii* oder eine andere der von ihnen untersuchten Species beziehen.

Die beiden rundlichen bis eiförmigen Hoden liegen hintereinander im mittleren Körperdrittel. Bei einer Länge des geschlechtsreifen Männchens von 7 mm sind nach KAISER (2. Teil, p. 29, Anm.) die Hoden 0,85 mm lang und 0,51 mm breit. Die Wandung der Hoden stellt eine dünne, strukturlose Membran dar, die sich deutlich gegen das von ihr allseitig eingeschlossene Hodenparenchym abhebt. Aus dem hinteren Ende jedes Hodens entspringt trichterförmig der Samenleiter, dessen Wandung ohne bemerkbare Grenze und ohne Strukturveränderung in die Tunica propria der Hoden übergeht. Vor ihrer Vereinigung zeigen diese relativ recht engen Vasa efferentia je

3 beutelförmige Aussackungen, deren blinde Enden dem vorderen Teile des Tieres zugewandt sind. Seit LEUCKART (1876, p. 772) hat man sie ihrer Funktion wegen als *Vesiculae seminales* bezeichnet. Je nach ihrem Füllungszustande haben sie bald geringere, bald größere Ausdehnung. Auf Querschnitten fand ich sie in der Regel zwischen die beiden *Vasa efferentia* gelagert.

Nach meinen Befunden vereinigen sich bei der vorliegenden Art die beiden Samenleiter stets an der Stelle zum *Vas deferens*, wo die beiden letzten Kittdrüsen ihre größte Ausdehnung erlangen, und nicht, wie es KAISER (2. Teil, p. 41) angibt, erst hinter ihnen. Eine Änderung in der Struktur der Wandung bei der Vereinigung der beiden *Vasa efferentia* zum *Vas deferens* konnte ich nicht feststellen.

Hinter den Hoden liegen dicht zusammengedrängt die 6 birnförmigen Kittdrüsen. Ihre Wandungen sind sehr dünne und strukturlose Membranen, die sich ohne Veränderung in die Wandungen der Kittgänge fortsetzen. Diese *Tunica propria* jeder Drüse ist im Inneren von einer feinkörnigen Protoplasmaschicht ausgekleidet, in welche zahlreiche große Kerne eingelagert sind, von denen jeder einen relativ großen Nucleolus aufweist. Innerhalb dieser Protoplasmaschicht sind Zellgrenzen nicht nachweisbar, auch konnte ich an ihr eine Streifung, welche die einzelnen Zellen erkennen lassen soll, wie sie SAEFFTIGEN (p. 157) wahrgenommen haben will, nicht feststellen. Den von der Kittdrüsenmembran umschlossenen Raum füllt das Protoplasma jedoch nicht vollständig aus, sondern es beschränkt sich beim ausgewachsenen Individuum auf einen Wandbelag, während der übrige mit dem Kittgang direkt in Verbindung stehende Hohlraum von Secret erfüllt ist. Diese Kittsubstanz ist nach KAISER (2. Teil, p. 43) durch Degeneration aus dem Kittdrüsen-syncytium entstanden. Sie stellt eine eigenartige, zähflüssige, dunkler gefärbte Masse dar. Der Übergang der Kittdrüse in den zugehörigen Ausführungsgang findet so allmählich statt, daß es nicht möglich ist, eine deutliche Grenze zwischen ihnen zu erkennen.

Durch einen häutigen Schlauch, das sogenannte *Ligamentum suspensorium*, erhalten die Hoden und Kittdrüsen eine gemeinsame zweite Umhüllung, die gleichzeitig auch zur Befestigung dieser Organe dient. Von der Rüsselscheide ausgehend, tritt das Ligament an den vorderen Hoden heran, erweitert sich trichterförmig und umfaßt die beiden Hoden mit den Samenleitern und die Kittdrüsen. Diese Partie des Ligaments bis kurz hinter den Kittdrüsen stellt eine dünne Membran

von vorwiegend sarcolemmatischer Struktur dar. KAISER (2. Teil, p. 44 ff.) unterscheidet an ihr 2 Abschnitte, nämlich „einen häutigen cylinder- oder spindelförmigen Anfangstheil“, der bis zum Ende des 2. Hodens reicht, und ein „kürzeres, größtentheils aus Längsmuskelfasern“ gebildetes Stück, welches sich bis zum Ende der letzten Kittdrüse erstreckt. Die Längsmuskelfasern, welche KAISER in dem letzteren Teil gefunden hat, entstammen nach meinen Befunden der Längsmuskulatur der Leibeswand, von der sie sich abgelöst haben, um sich mit dem Ligament zu vereinigen.

Ganz abweichend von dem Aussehen der vorderen häutigen Partie des Ligaments hat die hinter den Kittdrüsen gelegene, die sogenannte Genitalscheide, die Form eines aus Ringmuskelfasern gebildeten Hohlzylinders angenommen. Die Angaben SAEFGTIFEN'S (p. 158) über die Entstehung der Genitalscheide, deren Richtigkeit von KAISER (2. Teil, p. 48) angezweifelt wird, halte ich auf Grund meiner Untersuchungen für durchaus zutreffend. Wie ich oben erwähnte, vereinigen sich in gleicher Höhe mit den Kittdrüsen von der Längsmuskulatur der Leibeswand losgelöste Muskelfasern mit dem häutigen Ligament. Aus dieser Längsmuskulatur entsteht, nicht, wie KAISER, was ihm naturgemäß zweifelhaft erscheinen muß, auf Grund der in diesem Falle nicht völlig klaren Darstellung SAEFFTIGEN'S annimmt, durch das einfache Zusammenwachsen der Längsmuskeln, sondern durch eine eigenartige Umbildung die Ringmuskulatur der sich nach hinten erstreckenden Genitalscheide. An ihr (Fig. A—C Gs) kann man 2 Teile unterscheiden, nämlich die äußere, aus einem Netzwerk von häufig anastomosierenden Fasern bestehende Ringmuskulatur und die Marksubstanz, die den inneren Teil der Genitalscheide einnimmt. Die Angabe von KAISER (2. Teil, p. 48): „Die gesamte Ringmuskulatur des Ductus ejaculatorius bildet das Äquivalent von 4 Zellen. Die zugehörigen Kerne findet man konstant an der Bauchfläche dicht neben der Medianlinie, und zwar 2 derselben eine kurze Strecke über dem Penis, 2 aber in der Höhe der beiden Bursalmarkbeutelkerne“ kann ich mit meinen Befunden nicht in Einklang bringen. Ob es sich wirklich um eine genau feststehende Anzahl von Zellen, welche die Ringmuskulatur zusammensetzen, handelt, kann ich nicht mit hinreichender Sicherheit behaupten. Jedenfalls sind es aber nicht 4 Zellen, da ich stets mehr als 4 Kerne in der Marksubstanz der Genitalscheide vorfand, gewöhnlich waren es 6. Auch muß durchaus bestritten werden, daß man die Kerne konstant an der Bauchfläche — KAISER meint damit

den an dem Bursalmarkbeutel gelegenen Teil der Genitalscheide — dicht neben der Medianlinie findet, denn ich fand Kerne (Fig. A u. B *Gsn*) sowohl in der Nähe des Vas deferens als auch mehr seitlich gelagert in der Gegend der Kittgänge. Nur die Kerne aus dem hinteren Abschnitt der Genitalscheide lagen, ebenso wie KAISER angegeben hat, immer in der Nähe des Bursalmarkbeutels.

Die Genitalscheide umschließt das Vas deferens nebst 2 Längsmuskelrohren, ferner den Bursalmarkbeutel und schließlich die 6 Ausführungsgänge der Kittdrüsen, welche, jederseits 3, zu den Seiten des Vas deferens und des Bursalmarkbeutels hinziehen.

Auch nach dem Eintritt des Vas deferens (Fig. A—C *vd*) in den von der Genitalscheide eingeschlossenen Hohlraum läßt sich in der Struktur seiner Wandung keine Veränderung nachweisen, nur scheint sie etwas dicker als die der Vasa efferentia zu sein. So zieht das Vas deferens in nächster Nähe der Genitalscheide, und zwar ihres dorsalen Abschnitts, wenn man der Bezeichnung KAISER's folgt, nach hinten. Auf eine Bildung an ihm muß ich noch aufmerksam machen, deren Existenz weder von SAEFTIGEN noch von KAISER erwähnt wurde. In der vorderen Partie der Genitalscheide findet man an dem Samenleiter eine blindsackförmige Aussackung (Fig. B u. C *vs*) deren blindes Ende, ebenso wie es bei den Vesiculae seminales der Vasa efferentia der Fall ist, dem vorderen Teile des Tieres zugewandt ist. Man findet sie stets zwischen Vas deferens und Bursalmarkbeutel in der Mitte des ganzen von der Genitalscheide umhüllten Organkomplexes. Dieser Blindsack, der eine Länge von 0,11—0,13 mm besitzt, kann nach meiner Ansicht ebenfalls nur als eine allerdings besonders große Vesicula seminalis aufgefaßt werden. Nach der Vereinigung des Vas deferens mit dieser es an Durchmesser bei weitem übertreffenden Samenblase erlangt es eine derartige Weite, daß es, was aus Fig. C ersichtlich ist, den größeren Teil des gesamten zur Verfügung stehenden Raumes einnimmt.

Zu den Seiten des Vas deferens und zwar in der Nähe der Genitalscheide verlaufen 2 Längsmuskelrohre (Fig. A u. B *Lm*). Sie nehmen ihren Ursprung von dem oberen Rande des halbkugelförmigen Bursalmuskels. Nachdem sie in dem hinteren Teile der Genitalscheide ihre größte Ausdehnung erlangt haben, werden sie nach vorn zu allmählich dünner und zerteilen sich nach dem Austritt aus der vorderen Öffnung der Genitalscheide in mehrere Fasern. Diese begleiten nun nach der Darstellung KAISER's (2. Teil, p. 49) die beiden Vasa efferentia, ohne sie jedoch zu berühren, und befestigen

sich hinter dem letzten Hoden am Ligament. Auf Querschnitten zeigen die beiden Längsmuskelrohre während ihres Verlaufes in der Genitalscheide, besonders in deren hinterem Teil, eine ziemlich dreieckige Gestalt. An der Stelle, wo sie den größten Durchmesser erlangen, weisen sie einen Kern mit großem Nucleolus auf. Sie sind also jedes einer einzigen Zelle äquivalent.

Bezüglich der Wirkungsweise der Muskulatur der Genitalscheide und der beiden Längsmuskelrohre am Vas deferens ist KAISER (2. Teil, p. 49 u. 50) der Ansicht, daß diese beiden Muskelsysteme durch ihre Kontraktion eine einander entgegengesetzte Wirkung erzielen. Durch die Kontraktion der Ringmuskelfasern wird eine Zusammenpressung und durch die der Längsmuskelrohre eine Erweiterung der Genitalscheide erreicht. Dadurch daß diese beiden muskulösen Organe abwechselnd in Tätigkeit treten, wird die Fortbewegung des Inhaltes des Vas deferens und der Kittgänge bewirkt.

Der zweite Hauptinhaltsbestandteil der Genitalscheide ist der Bursalmarkbeutel, dessen Natur erst von SAEFFTIGEN (p. 160 u. 161) richtig erkannt wurde. Mit der später zu beschreibenden Bursalmuskelkappe steht er durch einen langen Stiel von geringem Durchmesser in Verbindung, nimmt dann in der Genitalscheide nach vorn an Umfang zu und endigt schließlich in ihrem vordersten Teil blind. Seiner gesamten Gestalt nach sieht er etwa birnförmig aus. Bezeichnet man die Lage des Vas deferens in dem von der Genitalscheide umschlossenen Raum als dorsal, so hat der Bursalmarkbeutel durchweg einen ventralen Verlauf. An ihm kann man zwei deutlich voneinander verschiedene Bestandteile erkennen, die aber stets in engster Verbindung miteinander stehen, nämlich den aus Ringmuskelfasern zusammengesetzten Mantel (Fig. A—C *Mm*) und den eigentlichen Markbeutel (Fig. A—C *Mb*), der mit Ausnahme seines zur Kommunikation mit der Bursalmuskelkappe dienenden Stiels von dem Ringmuskelmantel allseitig umhüllt wird. Die Muskelscheide besitzt auf ihrer Innenfläche eine Markscheide, welche sich (Fig. A *Mm*) an ihrem dorsalen, dem Vas deferens zugekehrten Teil bedeutend erweitert, und zwar nicht, wie KAISER (2. Teil, p. 51) es angibt, „an der Übergangsstelle des Beutels in den Stiel“, sondern gerade in dem vorderen kolbig aufgetriebenen Abschnitt dieses Organs. In dieser Ausweitung des Markraums liegen 2 große Kerne (Fig. A *Mmnc*) mit deutlichem Kernkörperchen. SAEFFTIGEN hat das Vorhandensein der beiden Kerne des Ringmuskelmantels in keiner Weise erwähnt, trotzdem er sie in seinen Figuren (tab. 5 fig. 10 u. fig. 11, 2) ab-

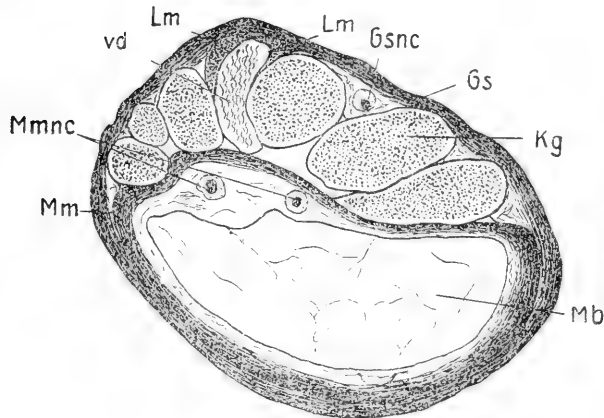


Fig. A.

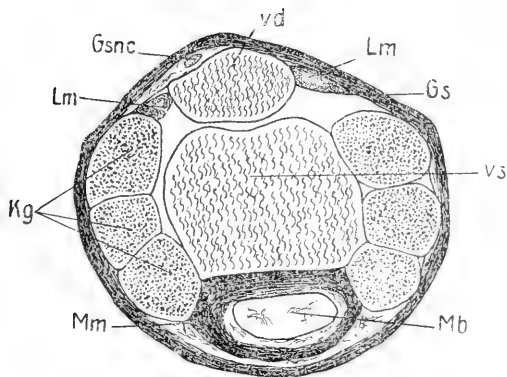


Fig. B.

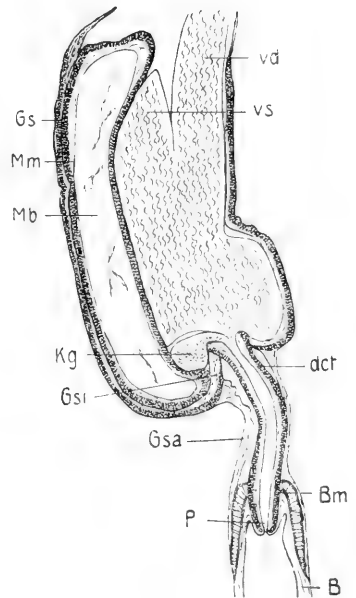


Fig. C.

Fig. A u. B. *Acanthocephalus lucii* (MÜLL.). Querschnitte durch den männlichen Geschlechtsapparat. 231:1. *Gs* Genitalscheide. *Gsnc* Kerne der Genitalscheide. *Kg* Kittgänge. *Lm* Längsmuskelrohre. *Mb* Markbeutel des Bursalmuskelmarkbeutels. *Mm* Ringmuskelmantel des Bursalmuskelmarkbeutels. *Mmnc* Kerne des Muskelmantels. *vd* Vas deferens. *vs* blindsackförmige Vesicula seminalis des Vas deferens.

Fig. C. *Acanthocephalus lucii* (MÜLL.). Längsschnitt durch den männlichen Geschlechtsapparat. 117:1. *B* Bursa copulatrix. *Bm* Bursalmuskelkappe. *dct* Ductus ejaculatorius. *Gs* Genitalscheide. *Gsa* äußerer, häutiger Anteil der Genitalscheide. *Gsi* inneres, muskulöses Teilstück der Genitalscheide. *Kg* gemeinschaftlicher Kittgang. *Mb* Markbeutel und *Mm* Ringmuskelmantel des Bursalmuskelmarkbeutels. *P* Penis. *vd* Vas deferens mit seiner blindsackförmigen Vesicula seminalis *vs*.

gebildet hat. HAMANN (1891) scheint sie bei seinen Untersuchungen, die er außer an anderen Arten auch an *Acanthocephalus ranæ* (SCHRANK)

[= *Echinorh. haeruca* RUD.], einer dem *Acanthocephalus lucii* sehr nahe verwandten Species, angestellt hat, überhaupt nicht aufgefunden zu haben. Dadurch ist wohl auch seine sicherlich irrtümliche Annahme zu erklären, daß der ganze Bursalmarkbeutel nur 2 miteinander verschmolzene Bildungszellen darstellt, welche sich peripher mit kontraktile Substanz in Form von ringförmig verlaufenden Fasern umgeben haben (1891, p. 191). Durch eine strukturlose Sarcolemmamembran wird der Ringmuskelmantel von dem Markbeutel geschieden. Dieser letztere enthält zahlreiche Protoplasmafäden, welche, indem sie sich netzförmig verflechten, in sich 2 große Kerne mit Nucleoli schließen. Auch diese Kerne liegen stets in der vorderen Partie des Bursalmarkbeutels, gewöhnlich etwas hinter den Kernen des Muskelmantels. Sie sind mit den Kernen der beiden Bildungszellen identisch, aus welchen nach HAMANN das gesamte Organ entstanden sein soll.

Nach KAISER'S Ansicht (2. Teil, p. 56 u. 57) tritt der Bursalmarkbeutel zum Entfalten und Zurückziehen der Bursa copulatrix in Tätigkeit. Soll die Bursa eingestülpt werden, so erschlaffen die Ringfasern des Muskelmantels. Infolgedessen erweitert sich der Markbeutel, und aus dem Markraum der Bursalmuskelkappe, auf deren Bau ich später eingehen werde, tritt durch den Stiel des Markbeutels Markflüssigkeit in diesen über, wodurch die Bursa erschlafft und durch die enge Leibesöffnung zurückgezogen werden kann. Diesem entgegengesetzt ist das Verhalten des Bursalmarkbeutels bei der Entfaltung der Bursa. Hierbei kontrahiert sich der Ringmuskelmantel, und die Markflüssigkeit wird aus dem Markbeutel in den Markraum des Bursalmuskels getrieben, auf welche Weise seine vollständige Ausbreitung und damit auch die Hervorstülpung der Bursa bewirkt wird.

Von weiteren Einschlußorganen der Genitalscheide sind dann nur noch die 6 Ausführungsgänge der Kittdrüsen zu erwähnen. Man findet sie (Fig. A u. B Kg) stets ganz symmetrisch gelagert, und zwar zu jeder Seite des von dem Vas deferens und dem Bursalmarkbeutel eingenommenen Raumes 3 Kittgänge. Auch nach ihrem Eintritt in den von der Genitalscheide umschlossenen Hohlraum weisen sie keinerlei Veränderung auf. Nach der Mitte der Genitalscheide zu erweitern sie sich recht beträchtlich. Was schließlich die Einmündung der Kittgänge in das Vas deferens anbetrifft, so stimme ich mit der Ansicht von LEUCKART (p. 780), die KAISER (2. Teil, p. 52) auch zu der seinigen macht, nicht überein. Diese



beiden Forscher geben an, daß die Ausführungsgänge der Kittdrüsen einzeln, sehr dicht zusammen und in ziemlich gleicher Höhe in den Samenleiter einmünden. Sie setzen sich damit in Widerspruch mit der Darstellung von SAEFFTIGEN (p. 158 u. 159), wonach nach einleitender Erweiterung der Kittgänge ein Verschmelzen derselben stattfindet in der Weise, daß ein gemeinschaftliches Reservoir gebildet wird, in welches die Wandungen der Kittgänge noch septenartig hineinragen. Auch ich fand bei *Acanthocephalus lucii* eine Vereinigung der Kittgänge, kurz bevor sich ihr Inhalt mit dem des Vas deferens mischt, und zwar vollzieht sie sich folgendermaßen: zunächst verschmelzen die je 3 Gänge der beiden Seiten, so daß dann jederseits von dem Vas deferens, das sich in seinem hinteren Abschnitt mit der dorsalen Partie der Genitalscheide nach außen vorgestülpt hat (Fig. C), und dem Bursalmarkbeutel ein großer Kittgang von ei- bis nierenförmigem Querschnitt entsteht. Sehr bald danach vereinigen sich wieder diese beiden Gänge, indem sie sich halbkreisförmig um den Bursalmarkbeutel herumlegen. Man findet also die Vereinigungsstelle zwischen dem Bursalmarkbeutel und dem Samenleiter (Fig. C *Kg*). Gleich darauf mündet das so entstandene Kittreservoir zusammen mit dem Vas deferens in den muskulösen Ductus ejaculatorius, so daß von nun an der Inhalt des Vas deferens mit der Kittsubstanz gemischt ist.

Nach dem Zusammentritt sämtlicher Ausführungsgänge zu einem einzigen besitzt der gesamte Genitalapparat einen nur geringen Durchmesser (Fig. C). Nach der Darstellung von KAISER (2. Teil, p. 52) geht die Genitalscheide ohne merkliche Veränderung auf diesen dünneren Abschnitt über, jedoch stimmt diese Angabe nicht in vollem Umfange mit meinen Untersuchungsergebnissen überein, denen zufolge sich eine Sonderung der Genitalscheide in eine innere und eine äußere Partie vollzieht. Das innere Teilstück (Fig. C *Gsi*), welches den Ringmuskelcharakter der Genitalscheide unverändert beibehält, verbindet sich ringförmig mit dem Vorderende des Ductus ejaculatorius, ohne sich aber in diesen fortzusetzen. Der äußere Abschnitt (Fig. C *Gsa*) verliert seine Muskelelemente und zieht als häutiger Schlauch nach hinten, um sich schließlich zu den Seiten des Penis an dem Bursalmuskel zu befestigen. Von diesem Hohlzylinder werden der muskulöse Ductus ejaculatorius, der Stiel des Bursalmarkbeutels und noch einige Längsmuskelfasern eingeschlossen. Bei eingestülpter Bursa wird dieses Rohr schlingenartig zusammengelegt.

Die Angaben KAISER's (2. Teil, p. 52) über den als gemeinsamen Ausführungsgang für Samen und Kittsubstanz dienenden Ductus ejaculatorius (Fig. C *det*) sind für *Acanthocephalus lucii* nach meinen Untersuchungen nicht zutreffend. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß die von HAMANN (1891, p. 192 u. 193) für *Acanthocephalus ranae* (SCHRANK) [= *Echinorh. haeruca* RUD.] gemachten Mitteilungen über dieses Organ auch für die vorliegende Art Gültigkeit besitzen. Danach stellt der Ductus ejaculatorius einen Muskelzylinder dar, dessen periphere Muskelfasern ringförmig verlaufen. Das „dickwandige, strukturlose und vollkommen glasartig durchsichtige Rohr“, welches nach KAISER die Grundlage des Ductus bildet und welches auf seiner Innenfläche mit zahlreichen, schräg abwärts gerichteten Wimpern versehen sein soll, konnte ich mit den von mir vorgefundenen Verhältnissen nicht in Einklang bringen, vor allem war es mir nicht möglich festzustellen, daß die Innenfläche des Hohlzylinders mit Wimperhärchen besetzt ist. Meines Dafürhaltens muß dieses die Innenfläche des Ductus auskleidende dickwandige Rohr als Markschicht für die Ringmuskulatur in Anspruch genommen werden, wofür auch einige wenige in ihm vorgefundene Kerne sprechen. In dem vordersten Abschnitt des Organs glaube ich auch noch auf der Innenseite eine schwache Ringmuskulatur wahrgenommen zu haben; jedenfalls stimmt dies auch mit der von HAMANN (1891, tab. 13 fig. 20) für *Acanthocephalus ranae* gegebenen Zeichnung überein. Die Innenwand des Ductus ejaculatorius wird von einer dünnen Membran überzogen, die wahrscheinlich die Verlängerung der Wandungen der Ausführungsgänge darstellt. Nach SAEFFTIGEN (p. 159) soll das Muskelrohr als Fortsetzung der Genitalscheide entstanden sein, während KAISER (2. Teil, p. 52) glaubt, daß es sich vollkommen unabhängig von ihr gebildet hat. Da ich nicht beobachten konnte, daß sich der innere Abschnitt der Genitalscheide in den Ductus fortsetzt, und da außerdem dieses Organ eigene Kerne besitzt, so kann meiner Meinung nur die Ansicht KAISER's richtig sein.

Die Wandung des Ductus ejaculatorius setzt sich fort in den Penis (Fig. C *P*), der in den Hohlraum der Bursa copulatrix hineinragt. Dieser hat ein ungefähr kegelförmiges Aussehen und besteht ebenfalls aus Ringmuskelfasern. In seinem frei in die Bursa hineinragenden Abschnitt wird der Penis auf seiner Außen- wie Innenfläche von einer derben Membran überzogen, welche nach KAISER (2. Teil, p. 53) hypodermalen Ursprunges ist.

Der Penis ist in dem muskulösen Grunde der Bursa copulatrix

befestigt. Diese (Fig. C *B*) stellt einen derben, häutigen Schlauch dar, der die nämliche Struktur wie die Leibeshaut besitzt, in welche er auch in seinem hinteren Abschnitt übergeht. Nur hinsichtlich seiner geringeren Stärke unterscheidet er sich von ihr. Am schwächsten ist der Bursalschlauch in der Umgebung des Penis, wo er von der später zu beschreibenden Bursalmuskelkappe umschlossen wird. Die in ihm vorhandenen Kerne findet man vorzugsweise in seiner hinteren Partie. Sie sind wesentlich kleiner als die der Leibeshaut.

Rechts und links vom Penis bildet die Bursa 2 Aussackungen, die am größten im eingestülpten Zustand sind. Je weiter nun die Hervorstülpung der Bursa fortschreitet, desto mehr verflachen diese beiden Bursaltaschen, bis sie schließlich gänzlich schwinden. Hier in ihrem Grunde wird die Bursa von der bereits mehrfach erwähnten Bursalmuskelkappe (Fig. C *Bm*) umfassen, die einen kräftigen, glockenförmigen Muskel darstellt. Durch Zusammenziehung oder Erschlaffung dieses Muskels wird die Verengerung oder Erweiterung der Öffnungen bewirkt, durch welche die Bursaltaschen und der Hohlraum der Bursa in Verbindung stehen. Untersucht man die Struktur der Bursalmuskelkappe, so ergibt sich, daß ihre äußere und innere Wand aus einem Flechtwerk von ringförmig verlaufenden Fasern besteht. Auf der Außenseite wird diese Ringmuskulatur von einer Sarcolemmamembran umhüllt, welche nach KAISER (2. Teil, p. 53) in den zwischen den beiden Ringfaserschichten gelegenen Markraum zahlreiche blattartige Septen sendet, die die äußere Ringfaserschicht durchbrechen. Diese Septen, die sich zwischen den beiden Wänden ausspannen und so den Markraum in viele Kammern teilen, weisen jedoch Öffnungen auf, so daß die einzelnen Kammern miteinander in Verbindung stehen. In der Mediane nahe der Stelle, wo der Penis die Muskelkappe durchbohrt, findet sich an ihrer der Leibeshaut zugekehrten Außenfläche eine Öffnung, durch welche die Markräume des Bursalmarkbeutels und des Bursalmuskels miteinander kommunizieren. Kerne sind in diesem Organ nicht vorhanden.

Die Bursa bildet verschiedene Arten von Papillen. Ich muß mich jedoch damit begnügen, auf die Angaben früherer Forscher wie GREEFF (1864, p. 137), SAEFFTIGEN (p. 160), HAMANN (1891, p. 193) und vor allem KAISER (2. Teil, p. 55 u. 56) zu verweisen, da es mir nicht gelang, etwas Näheres über ihre Struktur zu erfahren, trotzdem ich daraufhin zahlreiche Schnitte untersuchte.

## 2. *Acanthocephalus anguillae* (MÜLL.).

*Echinorhynchus anguillae* MÜLL. = *Echinorh. globulosus* RUD. = *Echinorh. linstowi* HAMANN = *Echinorh. proteus* PORTA e. p. = *Echinorh. propinquus* MÜHL., nec DUJ.

Da es mir nicht gelang, diesen in einer ziemlich großen Anzahl von Wirten festgestellten, aber wohl nicht sehr häufigen Parasiten in den von mir untersuchten Fischen aufzufinden, mußte ich meine Untersuchungen auf eine Längs- und Querschnittserie, die mir liebenswürdigst von Herrn Prof. Dr. LÜHE zur Verfügung gestellt wurden, und auf 2 in der Sammlung des Museums vorhandene Spiritusexemplare aus *Abramis björkna* (L.) beschränken.

Die männlichen Geschlechtsorgane des *Acanthocephalus anguillae* sind bisher noch nicht eingehend untersucht worden.

Die beiden Hoden findet man im mittleren Körperdrittel. Sie sind mehr oder weniger stark längsgestreckt und pflegen sich in der Regel nicht zu berühren. Gewöhnlich ist der vordere Hoden breiter als der hintere. Hinsichtlich der Hodenmembran gilt das für *Acanthocephalus lucii* Gesagte, nur scheint sie kräftiger zu sein. Aus dem Hinterende der Hoden geht mit einer trichterförmigen Erweiterung je ein Vas efferens hervor. Die Wandungen der Samenleiter zeichnen sich vor denen des *Acanthocephalus lucii* entsprechend der kräftigeren Hodenmembran durch größere Dicke aus. Auch bei *Acanthocephalus anguillae* weisen die Vasa efferentia vor ihrer Vereinigung je drei hintereinander gelegene beutelförmige Vesiculae seminales auf, die aber bei den von mir untersuchten Individuen denen des *Acanthocephalus lucii* an Größe wesentlich nachstehen. Die Vereinigung der beiden Vasa efferentia zum Vas deferens findet dort statt, wo die hintersten Kittdrüsen ihren größten Durchmesser erlangen.

Gegenüber *Acanthocephalus lucii* zeigen die 6 Kittdrüsen bei *Acanthocephalus anguillae* eine mehr lockere Anordnung. Sie liegen, wie dies LÜHE (1911, p. 15) sehr zutreffend angibt, gewöhnlich so, „dass je 2 hintereinander paarweise gruppiert sind und von diesen Paaren 2 ebenfalls hintereinander liegen, während schräg neben und nur wenig vor dem hinteren von ihnen das dritte Paar sich befindet“. Die Wandung der Kittdrüsen ist eine dünne, strukturlose Membran. Ihr Inhalt zeigt die gleiche Struktur wie bei *Acanthocephalus lucii*. Auch hier bildet das Protoplasma mit den großen Kernen einen geringeren oder stärkeren Wandbelag, während der von ihm freigelassene Hohlraum von dem Drüsensecret ausgefüllt

wird. Der Übergang der Kittdrüse in den Kittgang findet stets so allmählich statt, daß es schwer hält, die genaue Länge der Kittdrüse anzugeben.

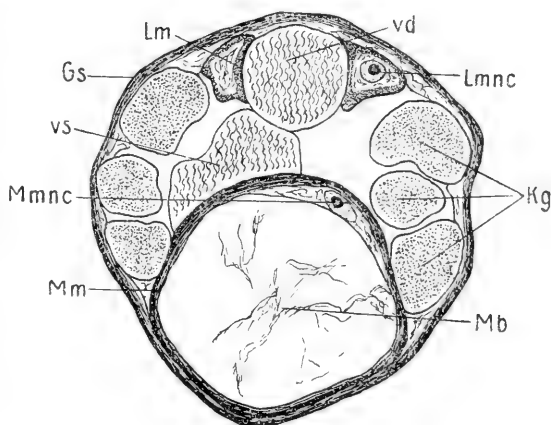
Bezüglich des Ligaments lassen sich kaum irgendwelche Unterschiede gegenüber dem von *Acanthocephalus lucii* erkennen, höchstens daß es bei *Acanthocephalus anguillae* kräftiger zu sein scheint.

Fig. D.

*Acanthocephalus anguillae*  
(MÜLL.).

Querschnitt durch den männlichen Geschlechtsapparat. 231:1.

Gs Genitalscheide. Kg Kittgänge. Lm Längsmuskelrohre. Lmnc Kern des Längsmuskelrohres. Mb Markbeutel des Bursalmuskelmarkbeutels. Mm Ringmuskelmantel des Bursalmuskelmarkbeutels mit einem seiner beiden Kerne Mmnc. vd Vas deferens. vs blindsackförmige Vesicula seminalis des Vas deferens.



Der letzte Abschnitt des Ligaments tritt in seiner dorsalen Partie mit der Leibeswand in Verbindung, von der sich Längsmuskelfasern ablösen, um sich mit ihm zu vereinigen. Aus dieser Längsmuskulatur wird schließlich die Genitalscheide in der Weise gebildet, wie ich das für den nahe verwandten *Acanthocephalus lucii* angegeben habe. Wie aus der Fig. D, auf welche sich die im Nachstehenden gegebenen Hinweise beziehen, ersichtlich ist, besitzt die Genitalscheide (Gs) bei *Acanthocephalus anguillae* die nämliche Struktur wie die der ersten Art, so daß sich eine Beschreibung der Einzelheiten erübrigt. Hierzu muß jedoch bemerkt werden, daß bei der vorliegenden Species die Wandstärke dieses die Ausführungsgänge und den Bursalmarkbeutel umhüllenden Ringmuskelmantels wesentlich geringer ist. Hinsichtlich der Lagerung und Zahl der Kerne in der Genitalscheide fand ich meine für *Acanthocephalus lucii* gemachten Angaben bestätigt.

Die Wandung des Vas deferens (vd) verändert ihre Struktur auch innerhalb der Genitalscheide nicht. Man findet den Samenleiter stets in dem dorsalen Abschnitt des von der Genitalscheide umschlossenen Hohlraums. Den von mir zuerst bei *Acanthocephalus*

*lucii* festgestellten als Vesicula seminalis funktionierenden Blindsack des Vas deferens fand ich auch bei *Acanthocephalus anguillae* (*vs*), nur ist er bei dieser Art bedeutend kürzer als bei der ersteren (0,04—0,05 mm gegenüber 0,11—0,13 mm).

Seitlich von dem Samenleiter an dem dorsalen Teil der Genitalscheide ziehen die beiden zur Erweiterung der Genitalscheide dienenden Längsmuskelrohre (*Lm*). Ihre größte Ausdehnung erhalten sie in dem vorderen Abschnitt des im Inneren der Genitalscheide gelegenen Teile des Geschlechtsapparats. An dieser Stelle findet man in jedem der im Querschnitt ziemlich dreieckigen Längsmuskelrohre einen Kern (*Lmnc*) mit deutlichem Kernkörper.

Den ventralen Raum innerhalb der Genitalscheide nimmt der Bursalmuskelmarkbeutel ein. Seinen größten Durchmesser erlangt er in seiner vorderen Partie, während er nach hinten zu sich bedeutend verengert und schließlich gegenüber dem nach der Vereinigung mit der Vesicula seminalis mächtig angeschwollenen Vas deferens an Ausdehnung sehr zurücktritt. Der aus peripheren Ringmuskelfasern gebildete Muskelmantel (*Mm*) ist im Vergleich mit dem von *Acanthocephalus lucii* wesentlich schwächer. Die die Innenfläche des Muskelmantels auskleidende Markschrift nimmt in ihrem vorderen dorsalen Teil an Ausdehnung zu und schließt an dieser Stelle die beiden mit je einem Nucleolus versehenen Kerne (*Mmnc*) ein. Gegen den Markbeutel (*Mb*) ist die Markschrift des Muskelmantels durch eine kräftige Sarcolemmamembran abgegrenzt. Die beiden Kerne des Markbeutels findet man in dem vorderen Abschnitt, wo die zahlreichen Protoplasmafäden sie umschließend in der Mitte zusammentreten.

Die 6 Kittgänge (*Kg*) lagern sich nach ihrem Eintritt in die Genitalscheide ebenso symmetrisch zu beiden Seiten des Samenleiters und des Bursalmarkbeutels wie bei der bereits beschriebenen Species. Nach hinten zu nehmen sie allmählich an Weite zu. Auch hinsichtlich ihrer Ausmündung in den Ductus ejaculatorius liegen die Verhältnisse ebenso wie bei *Acanthocephalus lucii*. Im hintersten Teil innerhalb der Genitalscheide vereinigen sich zunächst auf jeder Seite die 3 Kittgänge, so daß jederseits ein großer Kittgang entsteht. Dann treten diese beiden Kittgänge durch einen engen Quergang miteinander in Verbindung, aus dem sich das Secret in den Ductus ejaculatorius ergießt, während sich die beiden Kittgänge noch blind-sackartig ein Stück über die Ausmündungsstelle hinaus nach hinten erstrecken.

Nach dem Zusammentritt der Ausführungsgänge sondert sich,

wie bei der nahe verwandten Form, die Genitalscheide in einen inneren muskulösen Teil, der sich an dem Vorderende des Ductus ejaculatorius befestigt, und in einen äußeren röhrenförmigen Teil von häutiger Struktur, der in sich den Ductus ejaculatorius und den Markbeutelstiel enthält und sich schließlich an der Bursalmuskelkappe zu den Seiten des Penis anheftet.

Der durchweg muskulöse Ductus ejaculatorius besteht aus peripheren Ringmuskelfasern, deren Innenfläche von einer ziemlich kräftigen Markschrift bekleidet wird. In dieser konnte ich, was für die unabhängige Entstehung des Ductus ejaculatorius spricht, ebenfalls Kerne feststellen. Ringmuskelfasern, wie ich sie für die Innenfläche des vorderen Abschnitts dieses Organs bei *Acanthocephalus lucii* wahrgenommen zu haben glaube, konnte ich nicht erkennen. Ausgekleidet wird der Ductus ejaculatorius von der Fortsetzung der Wandungen des Vas deferens und der Kittgänge.

Hinsichtlich der Struktur und der Bekleidung der Innen- und Außenfläche des Penis ist eine vollkommene Übereinstimmung mit den für *Acanthocephalus lucii* gemachten Angaben zu konstatieren. Seine Form kann wohl am besten als umgekehrt glockenförmig bezeichnet werden, wobei zu bemerken ist, daß der Penis in der Nähe der Spitze eine ringförmig verlaufende wulstförmige Hervorwölbung besitzt, so daß er in seiner gesamten Gestalt an die Glans des Menschen erinnert.

Der Bursalschlauch weist die gleiche Struktur wie die Haut auf, ist aber sehr viel zarter als diese. Die in ihm vorhandenen Kerne sind wesentlich kleiner als die Hautkerne. Man findet sie auch bei dieser Art besonders in dem hinteren Abschnitt des Bursalschlauches. In der Umgebung des Penis findet man auf der Innenfläche der Bursa zahlreiche Längswülste. Auch die 2. Art von Papillen, welche KAISER (2. Teil, p. 55) in seinem Werk beschrieben hat, die sogenannten GREEFF'schen freien Kerne, habe ich gefunden, ohne aber über ihren Bau nähere Angaben machen zu können.

Die Bursalmuskelkappe legt sich glockenförmig um die vordere Partie des Bursalschlauches. Dieses Organ besitzt bei der vorliegenden Species genau den nämlichen Bau wie bei *Acanthocephalus lucii*, so daß ich mich damit begnügen kann, auf die dort des näheren geschilderten Verhältnisse hinzuweisen.

### 3. *Echinorhynchus gadi* (MÜLL.).

*Echinorhynchus acus* RUD.

Das zur Untersuchung gelangte Material stammte aus *Gadus morrhua* L. der Ostsee, wo ich den Parasiten im Sommer stets in großer Zahl vorgefunden hatte.

Kurze Angaben über die männlichen Genitalien hat LÜHE (1911, p. 22) gemacht. Eine nähere Untersuchung haben dieselben aber bisher noch nicht gefunden. Dagegen liegt eine allerdings nicht sehr ausführliche anatomische Beschreibung für den anscheinend sehr nahe verwandten *Echinorhynchus truttae* SCHRANK [= *Echinorh. fusiformis* RUD. = *Echinorh. clavula* HAMANN, nec. DUJ.] von v. LINSTOW (1895) vor.

Die beiden gewöhnlich langgestreckten Hoden (Taf. 41 Fig. 1) liegen ungefähr in der Körpermitte, mitunter jedoch etwas dem Vorderende des Körpers genähert. Sie stoßen nicht aneinander, vielmehr findet sich stets zwischen ihnen ein mehr oder weniger großer Zwischenraum. LÜHE (1911, p. 22) gibt für sie bei einer Breite von 0,15–0,2 mm eine Länge von 1,0–1,2 mm an. Nach meinen Befunden sind die Größenverhältnisse der Hoden noch sehr viel beträchtlicheren Schwankungen unterworfen. So konnte ich z. B. in einem Falle eine Länge des hinteren Hodens von nur 0,75 mm feststellen, als größte Breite des hinteren Hodens aber sogar 0,28 mm. Die Hodenwandung ist wie bei *Acanthocephalus lucii* und *anguillae* eine dünne strukturlose Membran.

Aus dem hinteren Ende jedes der beiden Hoden entspringt mit einer trichterförmigen Erweiterung je ein Vas efferens. Die Wandung der beiden Samenleiter ist die direkte Fortsetzung der Tunica propria der Hoden. Blindsackartige Bildungen wie die Vesiculae seminales der beiden von mir untersuchten Arten der Gattung *Acanthocephalus* konnte ich bei *Echinorhynchus gadi* an ihnen nicht feststellen. Dafür zeigen die Vasa efferentia gelegentliche Ausweitungen von mitunter recht beträchtlichen Dimensionen, welche offenbar der gleichen Funktion dienen.

Die Vereinigung der beiden Samenleiter zum Vas deferens findet auf der Höhe der letzten Kittdrüse statt. Eine Veränderung in der Struktur der Wandung konnte ich auch nach der Verschmelzung der Vasa efferentia nicht wahrnehmen. Hinter der letzten Kittdrüse nimmt das Vas deferens sehr stark an Umfang zu, so daß man berechtigt ist von einer Samenblase zu sprechen. An dieser Stelle



nimmt es, wenn man der Bezeichnung von LÜHE (1911, p. 21) folgt, eine genau ventrale Lagerung im Körper ein. Der eben genannte Autor beschreibt nämlich bei *Echinorhynchus gadi* den Rüssel als „ziemlich stark ventralwärts geneigt“. Dementsprechend ist die konvexe Partie des Körpers bei dieser Art als ventrale und die konkave als dorsale anzusehen.

Die 6 Kittdrüsen liegen, wie LÜHE (1911, p. 22) dies sehr treffend angibt, „in einer Reihe perlschnurförmig hintereinander“ (Taf. 41 Fig. 1). Ihre Form ist rundlich oval bis, hervorgerufen durch gegenseitigen Druck, annähernd rechteckig. Die vorderste Kittdrüse folgt nicht unmittelbar auf den hinteren Hoden, sondern zwischen ihnen liegt ein kleinerer oder größerer Zwischenraum, der nach meinen Untersuchungen zwischen 0,04 und 0,42 mm schwankt. Die Größenverhältnisse der Kittdrüsen sind, ebenso wie es bei den Hoden der Fall ist, nicht unbedeutenden Schwankungen unterworfen. So gibt z. B. LÜHE (1911, p. 22) für sie eine Länge von 0,5–0,8 mm und eine Breite von 0,32–0,36 mm an. Die Wandung der Kittdrüsen ist eine dünne, strukturlose Membran. Das Protoplasma mit den Kernen ist auf einen mehr oder weniger starken Wandbelag beschränkt, der aber im Gegensatz zu den beiden bisher beschriebenen Formen Ausläufer in den von der Secretmasse erfüllten Hohlraum entsendet. Der Übergang der Kittdrüse in den Ausführungsgang ist durch die bei dieser Art plötzlich eintretende Verengung leicht wahrnehmbar.

Die Struktur des Ligaments ist meines Erachtens bei *Echinorhynchus gadi* die gleiche wie bei den bereits besprochenen Arten. Besonders hinter der letzten Kittdrüse tritt das Ligament sehr häufig mit der Längsmuskulatur der Leibeswand in Verbindung.

Die Genitalscheide (Fig. E–L Gs) unterscheidet sich bezüglich ihres Aussehens wesentlich von der der *Acanthocephalus*-Arten. Zwar stellt sie sowohl bei diesen wie auch bei *Echinorhynchus gadi* einen Ringmuskel dar, jedoch ist sie bei der letzteren Art ganz unvergleichlich stärker entwickelt. Der Markraum der Genitalscheide tritt bei *Echinorhynchus gadi* gegenüber der muskulösen Außenschicht vollkommen zurück. Nur an den Stellen, wo man die Kerne findet, erlangt er eine größere Ausdehnung. In ganz erhöhtem Maße ist dies in dem vordersten Abschnitt der Genitalscheide der Fall. Dort liegen in der Marksubstanz seitlich von dem Bursalmuskelmarkbeutel, den Kittgängen und dem Samenleiter 2 Kerne (Fig. E und J Gsnc). Durch diese Ausweitung des Markraumes der Genital-

scheide wird, wie Fig. E zeigt, eine bedeutende Verengung des Vas deferens und der Kittgänge bedingt. Außer diesen beiden Kernen fand ich weiter nach hinten, aber noch vor der hinteren Ausweitung des Vas deferens, 2 Kerne (Fig. H *Gsnc*) in ungefähr gleicher Höhe, die annähernd ventral gelagert sind. Weitere Kerne konnte ich dann noch etwa in gleicher Höhe mit der Ausmündung des Samenleiters und der Kittgänge in den Ductus ejaculatorius kurz vor der Sonderung der Genitalscheide in 2 Teile feststellen. Diese liegen ebenfalls ventral (Fig. K u. L).

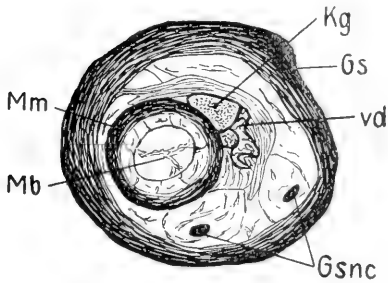


Fig. E.

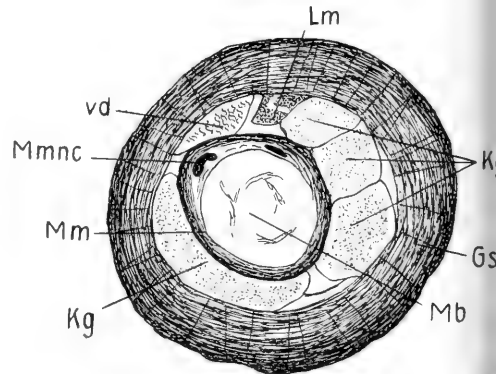


Fig. F.

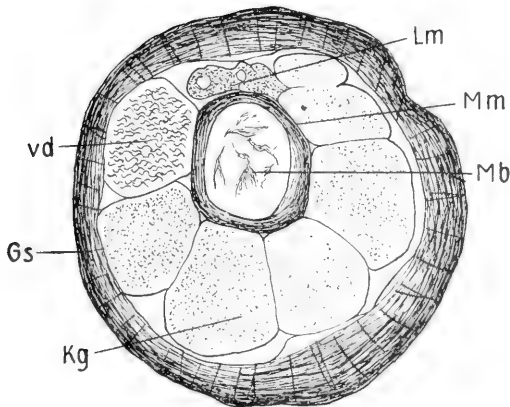


Fig. G.

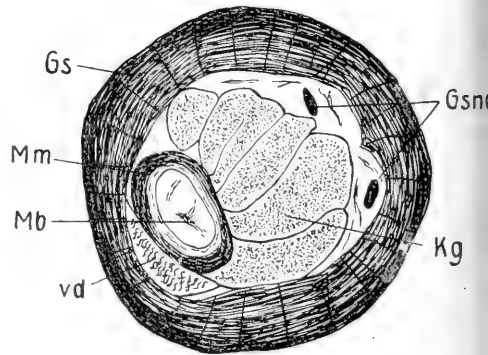


Fig. H.

Fig. E—H. *Echinorhynchus gadi* MÜLL. Querschnitte durch den männlichen Geschlechtsapparat. 175:1. *Gs* Genitalscheide. *Gsnc* Kerne der Genitalscheide. *Kg* Kittgänge. *Lm* schräg verlaufender Längsmuskelstrang. *Mb* Markbeutel und *Mm* Ringmuskelmantel des Bursalmuskelmarkbeutels. *Mmnc* Kerne des Ringmuskelmantels. *vd* Vas deferens.

Nachdem das Vas deferens (Fig. E—L *vd*) die vordere Samenblase gebildet hat, tritt es, wie bereits oben erwähnt wurde, zusammen mit den Kittgängen unter sehr starker Verengung in den von der Genitalscheide umschlossenen Hohlraum ein. Die Struktur der Wandung scheint sich nicht zu verändern. Eigenartig ist nun das Verhalten des Samenleiters bezüglich seiner Lagerung (Fig. J u. K *vd*). Bei seinem Eintritt in den Hohlraum innerhalb der Genitalscheide ist er nämlich ventral gelegen, verändert aber dann allmählich seine Lagebeziehung derart, daß er in dem hinteren Abschnitt der Genitalscheide ziemlich genau dorsal liegt. Sobald das Vas deferens seine endgültige dorsale Lagerung erlangt hat, bildet es eine zweite sehr umfangreiche, als Samenblase funktionierende Ausweitung. Eine blindsackartige Vesicula seminalis wie bei der Gattung *Acanthocephalus* konnte ich jedoch nicht feststellen.

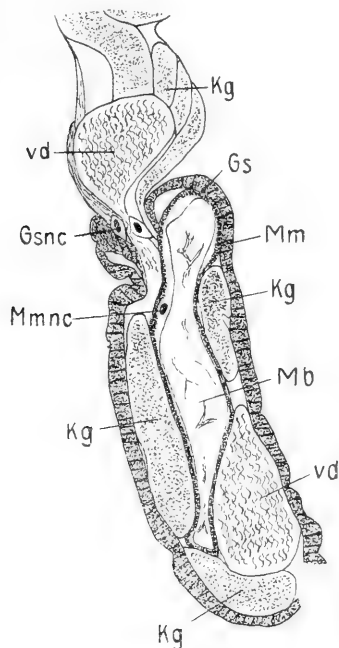


Fig. J.

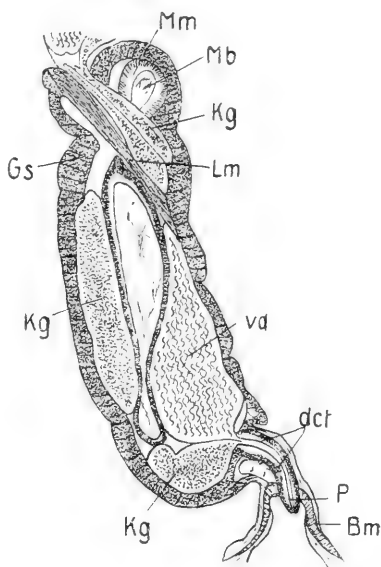


Fig. K.

Fig. J u. K. *Echinorhynchus gadi* Müll. Längsschnitte durch den männlichen Geschlechtsapparat. 80:1. *Bm* Bursalmuskelkappe. *dct* Ductus ejaculatorius. *Gs* Genitalscheide. *Gsnc* Kerne der Genitalscheide. *Kg* Kittgänge. *Lm* schräg verlaufender Längsmuskelstrang. *Mb* Markbeutel und *Mm* Ringmuskelmantel des Bursalmuskelmarkbeutels. *Mmnc* einer der beiden Kerne des Ringmuskelmantels. *P* Penis. *vd* Vas deferens.

Die bei *Acanthocephalus lucii* und *anguillae* vorhandenen beiden Längsmuskelrohre, welche zu den Seiten des Vas deferens hinziehen, fehlen, soweit ich erkennen konnte, bei *Echinorhynchus gadi*. Statt ihrer fand ich bei dieser Art einen in dem von der Genitalscheide umschlossenen Raum schräg verlaufenden Längsmuskelstrang (Fig. F, G u. K *Lm*), der vermutlich durch seine Kontraktion wie die vorerwähnten Längsmuskelzylinder der *Acanthocephalus*-Arten, wenn auch sehr viel schwächer und in seinem Wirkungskreis eingeschränkter, zur Erweiterung der Genitalscheide dient. Er nimmt meiner Ansicht nach aus dem vordersten ventralen Teil der Genitalscheide seinen Ursprung und verläuft dann seitlich von dem Samenleiter in nächster Nähe der Genitalscheide nach hinten zu, um sich noch vor der Ausbildung der zweiten Samenblase an der dorsalen Wand der mittleren Partie der Genitalscheide zu befestigen.

Entsprechend der anfänglich ventralen Lage des Vas deferens füllt der Bursalmuskelmarkbeutel zunächst den dorsalen Anteil des im Innern der Genitalscheide gelegenen Raumes aus. Weiter nach hinten zu verändert er dann nach und nach seine Lage, so daß er im hintersten Abschnitt annähernd ventral gelegen ist. Anfangs zieht er in nächster Nähe der Genitalscheide hin, später aber rückt er mehr in die Mitte des gesamten Organkomplexes, da sich zwischen ihn und die Genitalscheide die Kittgänge schieben. Sein Durchmesser ist im Verhältnis zu den *Acanthocephalus*-Arten durchweg geringer. Auch bei *Echinorhynchus gadi* kann man, wie aus den Figg. E—K hervorgeht, an dem Bursalmuskelmarkbeutel die zwei deutlich voneinander geschiedenen Bestandteile, den Muskelmantel (*Mm*) und den eigentlichen Markbeutel (*Mb*), erkennen. Der erstere ist sehr viel kräftiger als bei den oben beschriebenen Arten. Er besteht aus einer Außenschicht von zahlreichen Ringmuskelfasern und aus dem Markraum, der seine Innenseite auskleidet. Ungefähr in der Mitte des Bursalmarkbeutels liegen in dem Markraum in ziemlich gleicher Höhe die beiden Kerne (Fig. F u. J *Mmnc*) und zwar in der dem Vas deferens zugekehrten Partie. Ihr Querschnitt ist stets länglich bis sichelförmig. Gegen den Ringmuskelmantel ist der Markbeutel durch eine kräftige Sarcolemmamembran abgegrenzt. In dem vorderen Abschnitt des letzteren verweben sich die Protoplasmafäden und umschließen die beiden sehr großen Kerne.

Nach dem Eintritt in die Genitalscheide und der dadurch bedingten Einengung nehmen die Ausführungsgänge der Kittdrüsen (Fig. F—L *Kg*) allmählich an Umfang zu. Sie lagern sich symme-

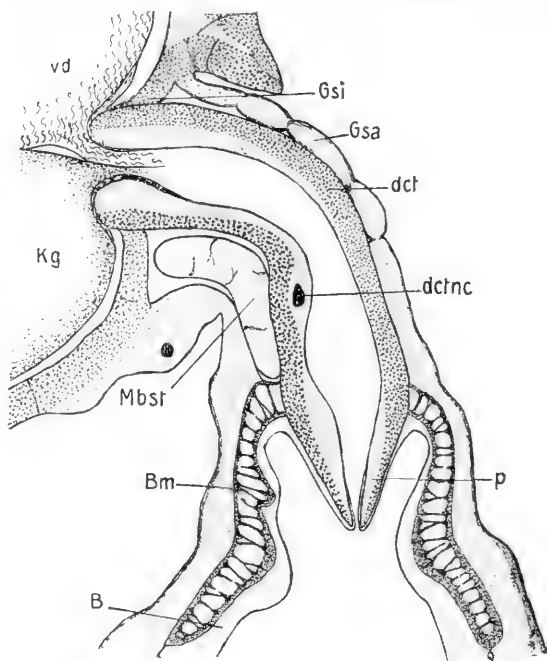
trisch zu den Seiten von Vas deferens und Bursalmarkbeutel zu je 3. In ihrem ferneren Verlauf erweitern sie sich sehr stark und schieben sich schließlich, wie ich schon oben sagte, zwischen den Bursalmarkbeutel und die Genitalscheide, indem sie ersteren und den Samenleiter halbmondförmig umschließen (Fig. G u. H). Durch die Ausbildung der hinteren Samenblase wird dann der Bursalmuskelmarkbeutel aus der Mitte des gesamten Genitalapparats an

Fig. L.

*Echinorhynchus gadi* MÜLL.  
Längsschnitt durch den  
Endabschnitt des männlichen  
Geschlechtsapparats.

290 : 1.

*B* Bursa. *Bm* Bursalmuskelkappe. *dct* Ductus ejaculatorius mit einem seiner Kerne *dctnc*. *Gsa* äußeres, häutiges und *Gsi* inneres, muskuloseres Teilstück der Genitalscheide. *Kg* gemeinschaftlicher Endabschnitt der Kittgänge. *Mbst* Markbeutelstiel. *P* Penis. *vd* Vas deferens.



die Genitalscheide herangedrängt. Infolgedessen müssen sich die wieder enger gewordenen Kittgänge wie im Anfang ihres Verlaufs innerhalb der Genitalscheide zu je 3 seitlich von Vas deferens und Bursalmarkbeutel anordnen. Im Endabschnitt der Genitalscheide vereinigen sich die 6 Kittgänge zu jederseits einem. Diese beiden treten dann zwischen dem Vas deferens und dem Bursalmarkbeutel zusammen und münden gemeinschaftlich mit dem Samenleiter in den Ductus ejaculatorius (Fig. K u. L *Kg*). Die Windung, die bei *Echinorhynchus gadi* das Vas deferens und der Bursalmarkbeutel während ihres Verlaufs in der Genitalscheide zeigen, weisen in entsprechender Art auch die Kittgänge auf. Als besonders merkwürdig erscheint mir das Verhalten der Wandungen dieser Secretwege.

Durch gegenseitigen Druck sind die einzelnen Kittgänge gegeneinander stark abgeplattet. Ich fand nun, daß nicht gerade selten die Wände zwischen 2 benachbarten Ausführungsgängen resorbiert werden und daß an diesen Stellen, wie z. B. die Fig. F zeigt, die Verschmelzung sogar so weit fortschreiten kann, daß selbst im Umriss die Grenze zwischen den Kittgängen nicht mehr zu erkennen ist. Auf weiter nach hinten zu geführten Querschnitten konnte ich dann wieder die Zwischenwände feststellen. Eine Täuschung halte ich für ziemlich ausgeschlossen, da die in diesen Fällen von mir angewandte Doppelfärbung mit Boraxkarmin und BLOCHMANN'schem Farbstoff die Wandung des Kittganges gegenüber der Secretmasse ganz besonders augenfällig hervortreten läßt.

Der letzte Teil des Genitalapparats von *Echinorhynchus gadi* weist in seinem Bau, den die Fig. L veranschaulichen soll, kaum irgendwelche Besonderheiten gegenüber dem der bereits besprochenen Arten auf. Die Genitalscheide umfaßt mit ihrem äußeren häutigen Teil (*Gsa*) den Ductus ejaculatorius (*det*) und den Stiel des Markbeutels (*Mbst*) und befestigt sich dann schließlich im Umkreise des Penis (*P*) an der Bursalmuskelkappe (*Bm*). Der innere Teil (*Gsi*), der den Ringmuskelcharakter der Genitalscheide beibehält, heftet sich ringförmig, nur durchbrochen von dem Markbeutelstiel, an dem Vorderende des Ductus ejaculatorius an.

Der Ductus ejaculatorius wird auf seiner Außenseite von einer starken Ringmuskellage gebildet, die nach innen zu einen kräftigen Markraum besitzt, in welchem die Kerne (*detnc*) enthalten sind. Auf der Innenseite wird er von einer dünnen, strukturlosen Membran ausgekleidet, welche die direkte Fortsetzung der vereinigten Wandungen des Samenleiters und der Ausführungsgänge der Kittdrüsen darstellt. Der Ductus ist im Verhältnis zu dem von *Acanthocephalus lucii* nur kurz.

Der Ductus ejaculatorius setzt sich ohne histologische Veränderung in den kegelförmigen Penis fort, der gegen den ersten ventralwärts abgelenkt ist. Die Innen- und Außenseite des Penis wird von der sehr dünnen Fortsetzung des häutigen Bursalschlauches überzogen.

Die Struktur der Bursa (*B*) samt der sie in ihrem Grunde umschließenden Muskelkappe weicht meiner Meinung in keiner Beziehung von der der *Acanthocephalus*-Arten ab. Ich glaube daher auf eine eingehende Beschreibung, die lediglich Wiederholung des bereits bei diesen Geschilderten wäre, verzichten zu dürfen.

4. *Echinorhynchus salmonis* MÜLL.

*Echinorh. pachysomus* CREPL. = *Echinorh. phoenix* G. SCHN.

Den Bau des männlichen Geschlechtsapparats von *Echinorhynchus salmonis* untersuchte ich an 3 Exemplaren aus *Salmo salar* L., die in den Sammlungen des Museums vorhanden waren. Auch für diese Art sind die Genitalien, abgesehen von den kurzen Angaben LÜHE's (1911, p. 25), bisher nicht untersucht worden.

Die beiden Hoden liegen bei dieser Species nicht genau in der Mitte, wie es bei den bisher besprochenen Arten der Fall war, sondern etwas mehr dem Hinterende des Körpers als dem Vorderende genähert (Taf. 41 Fig. 2). Ihrer Form nach können sie als annähernd oval bezeichnet werden, nur sind sie in der Regel durch gegenseitige Berührung etwas abgeplattet. Ihre Wandung ist ebenfalls eine dünne, strukturlose Membran.

Aus dem Hinterende der Hoden nimmt je ein Vas efferens seinen Ursprung. Die Hodenmembran geht ohne Veränderung auf die beiden Samenleiter über. An ihnen glaube ich, wenn auch sehr wenig umfangreiche, blindsackförmige Vesiculae seminales, wie ich sie bei den beiden Arten der Gattung *Acanthocephalus* fand, wahrgenommen zu haben. Kurz vor dem auf der Höhe des letzten Kittdrüsenpaares erfolgenden Zusammentritt erweitern sich die beiden Vasa efferentia. Dadurch erlangt das aus ihnen hervorgehende Vas deferens einen recht beträchtlichen Umfang, den es auch beibehält, um erst kurz vor dem Eintritt in die Genitalscheide wieder enger zu werden.

Direkt hinter den Hoden liegen die 6 sehr dicht zusammengedrängten Kittdrüsen (Taf. 41 Fig. 2). Ihrer Gestalt nach sind sie etwa birnförmig, durch gegenseitigen Druck aber häufig abgeplattet. Ihre Wandung ist wie die der Hoden eine dünne, strukturlose Membran. Die innere Auskleidung der Kittdrüsenmembran wird von einem ziemlich schwachen Belag von Protoplasma gebildet, der in sich die Kerne enthält. Den ganzen übrigen Hohlraum der Kittdrüse nimmt die Secretmasse ein. Das hintere Ende jeder Drüse geht allmählich, ohne daß eine Grenze wahrzunehmen wäre, in den Kittgang über, dessen Wandung die unveränderte Fortsetzung der Tunica propria der Kittdrüse darstellt.

Auf eine eingehende Beschreibung des Ligaments glaube ich verzichten zu dürfen, da es sich nach meinen Befunden in keiner Beziehung von dem der besprochenen Arten zu unterscheiden scheint.

Wenn ich mich nun der Besprechung der Genitalscheide und des von ihr umschlossenen Abschnitts des Begattungsapparats zuwende, so möchte ich gleich von vornherein bemerken, daß dieser Teil des Organkomplexes keineswegs einen ähnlichen Eindruck hervorruft wie der von *Echinorhynchus gadi*, mit welchem LÜHE (1911, p. 10 u. 21) den *Echinorhynchus salmonis*, vor allem auf Grund der übereinstimmenden Lage des Zentralnervensystems, zusammengestellt hat. Vielmehr ergibt sich, wie ich das noch des näheren darlegen werde, eine Annäherung an die Verhältnisse, welche ich bei den von mir untersuchten Arten der Gattung *Acanthocephalus* vorfand.

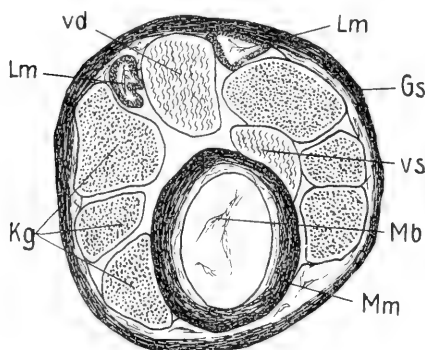


Fig. M.

*Echinorhynchus salmonis* MÜLL.

Querschnitt durch den männlichen Genitalapparat. 231 : 1.

*Gs* Genitalscheide. *Kg* Kittgänge. *Lm* Längsmuskulatur. *Mb* Markbeutel und *Mm* Ringmuskelmantel des Bursalmuskelmarkbeutels. *vd* Vas deferens mit seiner blindsackförmigen *Vesicula seminalis vs*.

Dies gilt zunächst für die Genitalscheide, die im Verhältnis ungefähr die gleiche Dicke besitzt wie die von *Acanthocephalus lucii*, sich also recht wesentlich von der sehr kräftigen Genitalscheide des *Echinorhynchus gadi* unterscheidet (Fig. M *Gs*). An ihrer Entstehung ist wie bei den anderen Arten die Längsmuskulatur der Leibeswand beteiligt, mit der das Ligamentum suspensorium kurz vor der Ausbildung der Genitalscheide häufig in Verbindung tritt. Der histologische Bau der Genitalscheide ist der gewöhnliche. An der äußeren Wand findet man eine Schicht von Ringmuskelfasern, die auf der Innenseite einen Markraum besitzen. Die in der Marksubstanz enthaltenen Kerne fand ich der Mehrzahl nach in der ventralen Partie der Genitalscheide.

Das Vas deferens (Fig. M *vd*) ist während seines ganzen Verlaufes innerhalb der Genitalscheide dorsal gelagert, unterscheidet sich also schon durch seine Lage bedeutend von dem des *Echinorhynchus gadi*. Durch das Vorhandensein einer blindsackartigen *Vesicula seminalis* an dem Vas deferens (Fig. M *vs*) ergibt sich eine



weitere Differenz. Diese Bildung, die ich stets auch bei den beiden von mir untersuchten *Acanthocephalus*-Arten aufgefunden hatte, ist bei *Echinorhynchus salmonis* noch kürzer als bei *Acanthocephalus anguillae*. Die Wandung des Vas deferens erfährt keine Veränderung. Nach der Vereinigung mit der blindsackförmigen Vesicula seminalis erlangt der Samenleiter eine sehr große Ausdehnung, so daß er den Bursalmuskelmarkbeutel an Umfang beträchtlich überragt. Erst kurz vor der Ausmündung in den Ductus ejaculatorius wird dann sein Durchmesser wieder geringer.

Zu seinen beiden Seiten findet man bei *Echinorhynchus salmonis* je ein Längsmuskelrohr, Bildungen, statt welcher ich bei *Echinorhynchus gadi* einen schräg verlaufenden Längsmuskelstrang festgestellt hatte (Fig. M *Lm*). Diese beiden Längsmuskelrohre stimmen völlig mit denen von *Acanthocephalus lucii* und *anguillae* überein. Auch bei dieser Art besitzt jedes von ihnen einen großen Kern mit Nucleolus. Die Form ihres Querschnitts ist wechselnd.

Der Bursalmuskelmarkbeutel nimmt dem dorsalen Verlauf des Vas deferens entsprechend durchweg den ventralen Anteil des von der Genitalscheide umschlossenen Raumes ein. In seinem vorderen Abschnitt hat er den größten Umfang, nach hinten zu wird sein Durchmesser allmählich geringer. Hinsichtlich der ihn zusammensetzenden Bestandteile stimmt er mit dem der bisher beschriebenen Species überein. Der periphere Ringmuskelmantel (Fig. M *Mm*) ist kräftiger als die Genitalscheide. Die in seinem Markraum vorhandenen beiden Kerne liegen in der dorsalen Partie, jedoch findet man sie nicht auf gleicher Höhe, sondern immer in einiger Entfernung voneinander. Die beiden Kerne des Markbeutels (Fig. M *Mb*), der gegen den Ringmuskelmantel durch eine Sarcolemmamembran abgegrenzt ist, findet man von Protoplasmafäden netzartig umspinnen auf annähernd gleicher Höhe in der Mitte des Organs liegend.

Die Kittgänge (Fig. M *Kg*) weisen in bezug auf ihre Anordnung in der Genitalscheide keine Abweichungen gegenüber den Verhältnissen auf, welche ich bei den Species der Gattung *Acanthocephalus* vorfand. Irgendwelche Veränderungen in ihrer Wandung oder im Inhalt waren nicht nachzuweisen. Eine zeitweilige Verschmelzung von benachbarten Kittgängen, wie ich sie ziemlich häufig bei *Echinorhynchus gadi* fand, konnte ich nicht feststellen. Auch von beträchtlicheren Ausweitungen während ihres Verlaufes war nichts zu bemerken. In ihrem hinteren Teil vereinigen sich die je 3 Kittgänge der beiden Seiten unter Verlust der Zwischenwandungen

zu jederseits einem. Bald darauf treten dann die beiden so entstandenen Gänge dorsal von dem Bursalmuskelmarkbeutel zusammen, so daß dieser gemeinschaftliche Ausführungsgang, aus welchem die Ausmündung in den Ductus ejaculatorius erfolgt, zwischen den Bursalmuskelbeutel und das Vas deferens zu liegen kommt.

Der letzte Abschnitt des männlichen Geschlechtsapparats von *Echinorhynchus salmonis* zeigt, soweit ich das an den mir vorliegenden Schnittserien erkennen konnte, keine Besonderheiten. Von einer Schilderung der Einzelheiten will ich Abstand nehmen, da die Angaben über diesen Teil der Genitalien, welche ich für die vorher beschriebenen Arten gemacht habe, auch für diese Species Gültigkeit besitzen. Hinzufügen muß ich noch, daß der Penis bei *Echinorhynchus salmonis* eine spitz-kegelförmige Gestalt hat.

Dasselbe wie für den Endabschnitt des Genitalapparats gilt auch für die Bursa und die ihr aufgelagerte Bursalmuskelkappe. Ich glaube daher auch in diesem Falle von der Beschreibung absehen zu dürfen.

### 5. *Pomphorhynchus laevis* (MÜLL.).

*Echinorhynchus laevis* MÜLL. = *Echinorh. proteus* WESTR.

Den *Pomphorhynchus laevis* fand ich zu wiederholten Malen, jedoch immer nur in vereinzelt Exemplaren, in dem Endabschnitt des Darmes von *Pleuronectes flesus* L. befestigt. Außer in diesem Wirt habe ich nur noch 7 geschlechtsreife, aber ziemlich kleine Individuen dieser Art in *Gadus morrhua* L. aufgefunden, ein Vorkommen, das wohl äußerst selten ist, da es, so viel ich weiß, vorher nur von M. BRAUN (MÜHLING, 1898, p. 56) festgestellt worden ist. Aus den Sammlungen des Museums stand mir Material aus *Barbus barbus* (L.) und *Zoarces viviparus* (L.) und ferner auch noch nicht geschlechtsreife Tiere aus *Thymallus thymallus* (L.) zur Verfügung.

Obwohl über diese Species bereits recht eingehende Untersuchungen, so besonders von SAEFFTIGEN (1884) und HAMANN (1891), vorlagen, hielt ich es doch für angebracht, auch an ihr den Bau des männlichen Genitalapparats zu studieren. Ich wurde dabei vor allem von dem Gedanken geleitet, etwaige Besonderheiten an diesem Organkomplex, die für die systematische Stellung des *Pomphorhynchus laevis* in Betracht gezogen werden könnten, festzustellen.

Die beiden ziemlich ovalen Hoden liegen in der Regel, wie auch die Taf. 41 Fig. 3 zeigt, hintereinander, meist durch einen kleinen

Zwischenraum getrennt. Seltener fand ich, daß das Vorderende des hinteren Hodens neben dem Hinterende des vorderen lag. Sie befinden sich stets mehr in der vorderen als in der hinteren Körperhälfte. Bei der erheblich wechselnden Größe des *Pomphorhynchus laevis* — besonders waren die mir aus *Barbus barbus* vorliegenden Exemplare bedeutend länger (10 mm und darüber) als 6 mm, wie LÜHE (1911, p. 50) als Längenmaß für männliche Individuen angibt — sind auch die Größenverhältnisse der Hoden beträchtlichen Schwankungen unterworfen. So beträgt nach LÜHE (1911, p. 51) ihre Länge 0,5—1,5 mm bei einer Breite von 0,3—0,9 mm. Die Wandung der Hoden wird wie gewöhnlich von einer dünnen, strukturlosen Membran gebildet.

Aus dem Endabschnitt der Hoden nimmt mit einer trichterförmigen Erweiterung je ein Vas efferens seinen Ursprung. Die Wandung der beiden so entstandenen Samenleiter stimmt histologisch mit der Hodenmembran überein, als deren direkte Fortsetzung sie sich darstellt. An jedem der beiden Vasa efferentia gelangen wie bei den *Acanthocephalus*-Arten und *Echinorhynchus salmonis* 3 blind-sackförmige Vesiculae seminales von häufig sehr bedeutenden Dimensionen zur Ausbildung. Nach den Angaben von SAEFFTIGEN (p. 157) können diese mitunter sogar den Kittdrüsen an Umfang nahezu gleichkommen. Daß sie zuweilen auch eine sehr große Längenausdehnung erlangen können, bewies mir ein Fall, in dem ich eine Vesicula seminalis von 0,32 mm Länge feststellte. Im Gegensatz zu den bisher betrachteten Arten vereinigen sich die Vasa efferentia bei *Pomphorhynchus laevis* nicht vor dem Eintritt in den von der Genitalscheide umschlossenen Hohlraum, sondern erst innerhalb des letzteren.

Dicht hinter den Hoden folgen die 6 Kittdrüsen. Meist sind sie, wie es LÜHE (1911, p. 51) gefunden hat, zu je 2 nebeneinander angeordnet. Die so entstehenden 3 Paare liegen dann ziemlich regelmäßig hintereinander (Taf. 41 Fig. 3). Bei den von mir untersuchten Exemplaren war die Lagerung der Kittdrüsen aber auch vielfach recht unregelmäßig, mitunter ähnlich wie bei *Acanthocephalus lucii*. Ihrer Gestalt nach sind sie etwa birnförmig bis länglich zylindrisch. Die Wandung der Kittdrüsen ist wie bei den anderen Arten eine dünne, strukturlose Membran. Das Protoplasma mit den Kernen bildet einen Wandbelag, der im vorderen blindgeschlossenen Abschnitt der Kittdrüse am stärksten ist. Nach SAEFFTIGEN (p. 157) sollen die secretorischen Elemente der Kittdrüsen bei *Acanthocephalus*

*lucii* und *Pomphorhynchus laevis*, auf welche sich seine Angaben beziehen, zarte, membranlose Zellen bilden, deren Grenzen sich zwar nicht unterscheiden lassen, die aber doch auf Schnitten durch ihr Protoplasma mit zum Ausführungsgange hin verlaufender Streifung einzeln wahrnehmbar werden. Ich habe jedoch, ebenso wie bei *Acanthocephalus lucii*, auch bei dieser Art eine derartige Streifung nicht nachweisen können. Den inneren, vom Protoplasma nicht ausgefüllten Abschnitt des von der Kittdrüsenmembran umschlossenen Raums nimmt die Secretmasse ein. Der Übergang der Kittdrüse in den Ausführungsgang erfolgt allmählich ohne merkliche Grenze, auch setzt sich auf letzteren die Drüsenmembran ohne jegliche Veränderung fort.

Hoden und Kittdrüsen mit ihren Ausführungsgängen werden von einem Ligament umgeben, welches die gleiche Struktur wie bei den anderen Arten besitzt. Kurz bevor es sich zur Genitalscheide umgestaltet, tritt es mit der Muskulatur der Leibeswand in Verbindung. Dies geschieht, wie SAEFFTIGEN (p. 158) angibt, derart, daß 2 laterale Längsmuskelbänder, die sich von der Leibesmuskulatur ablösen, nach vorn ziehen und sich seitlich von den Vasa efferentia jederseits am Ligament befestigen. Gestützt auf gelegentliche Befunde bin ich allerdings der Ansicht, daß statt der 2 lateralen zuweilen auch nur ein einziges dorsales Längsmuskelband auftritt. In diesem Falle befestigt sich das Muskelband an dem dorsalen Abschnitt des Ligaments, wo die Vasa efferentia liegen. Da ich fast stets an der Außenseite der dorsalen Partie der Genitalscheide einen wenn auch nur schwachen Längsmuskelstrang, der sich weiter nach hinten an der Leibeswand befestigt, fand, so glaube ich, daß nur der größere Teil der von der Leibesmuskulatur abgelösten Muskelbänder sich mit dem Ligament zwecks Umbildung zur Genitalscheide vereinigt.

Wie bei den bisher besprochenen Arten vollzieht sich auch bei *Pomphorhynchus laevis* die Entstehung der Genitalscheide. Diese ist im Verhältnis ungefähr ebenso stark wie die von *Acanthocephalus lucii*. Sie setzt sich zusammen aus der peripheren Schicht von Ringmuskelfibrillen, der nach innen zu die Marksubstanz folgt. In der letzteren findet man die wenigen Kerne, die teils ventral in der Nähe der Medianlinie, teils auch lateral gelegen sind.

Nach dem Eintritt in den von der Genitalscheide eingeschlossenen Hohlraum verlaufen die beiden Vasa efferentia noch eine Strecke nebeneinander, ohne daß es zur Vereinigung kommt. Erst auf der Grenze zwischen dem 1. und 2. Drittel dieser Partie des Genital-

apparats treten sie zum Vas deferens zusammen. Ihre Wandung setzt sich ohne Veränderung auch auf das Vas deferens fort. Die Lage der samenführenden Gänge ist durchweg dorsal. Während ihres Verlaufs innerhalb der Genitalscheide habe ich an ihnen keine blindsackförmigen Vesiculae seminales mehr auffinden können. Nach der Vereinigung der Vasa efferentia zum Vas deferens erweitert sich das letztere sofort sehr stark, so daß es bald den größten Teil des Raumes im Inneren der Genitalscheide einnimmt, der übrigens infolge der Erweiterung des Vas deferens selbst auch beträchtlich an Umfang gewinnt. Erst kurz vor dem Übergang in den Ductus ejaculatorius wird dann das Vas deferens wieder enger und mündet schließlich in diesen aus.

Zunächst dorsal zwischen der Genitalscheide und den Vasa efferentia, später dann zu den Seiten des Vas deferens findet man auch bei *Pomphorhynchus laevis* 2 Längsmuskelrohre. Gewöhnlich sind diese band- oder plattenförmig, können aber auch, besonders an der Stelle, wo der Kern liegt, einen annähernd dreieckigen Querschnitt erlangen. Jedes der beiden Längsmuskelrohre besitzt einen Kern, den man in ungefähr gleicher Höhe mit der Vereinigungsstelle der Vasa efferentia antrifft.

Entsprechend der dorsalen Lage der Vasa efferentia bzw. des Vas deferens nimmt der Bursalmuskelmarkbeutel den ventralen Raumanteil innerhalb der Genitalscheide ein. Hinsichtlich seines anatomischen Baues stimmt er vollkommen mit dem der früher besprochenen Arten überein. Die Ringmuskelscheide besitzt ungefähr die gleiche Stärke wie die Genitalscheide. Ihre beiden Kerne wie auch die des Markbeutels findet man stets im vordersten Abschnitt des gesamten Organs. Während aber die des letzteren in ungefähr gleicher Höhe anzutreffen sind, liegen die Kerne des Muskelmantels in der Regel in einiger Entfernung voneinander, und zwar immer dorsal. Der gesamte Bursalmuskelmarkbeutel überragt in seiner vorderen Partie alle anderen von der Genitalscheide eingeschlossenen Organe weitaus an Umfang und verringert nach hinten zu nur sehr allmählich seinen Durchmesser, so daß er in seiner Gesamtheit etwa kolbenförmig erscheint.

Die 6 Kittgänge verlaufen, wie ich das auch bei den anderen Species nachweisen konnte, zu jederseits 3 angeordnet, seitlich von den Samenleitern und dem Bursalmarkbeutel. Kurz vor der Ausmündung in den Ductus ejaculatorius vereinigen sich, wie dies SAEFFTIGEN (p. 158 u. 159) beschrieben hat, nach einleitender Er-

weiterung die 6 Kittgänge, indem sie sich halbmondförmig zwischen den nur noch geringen Durchmesser besitzenden Bursalmuskelmarkbeutel und das Vas deferens legen. Die Querwände zwischen den ursprünglichen Ausführungsgängen ragen septenartig in den Kittraum hinein. Aus dem so entstandenen Kittreservoir erfolgt die Ausmündung in den Ductus ejaculatorius.

Nach meiner Ansicht ist der Ductus ejaculatorius bei *Pomphorhynchus laevis*, wie auch bei den anderen bisher beschriebenen Species, ein völlig selbständiges und von der Genitalscheide unabhängig entstandenes Organ. Ich halte daher die Darstellung SAEFFTIGEN'S (p. 159), nach welcher sich die Genitalscheide in zwei Partien trennt, deren ventrale die Bildung des Ductus ejaculatorius übernimmt, für nicht zutreffend. Allerdings vollzieht sich an der Genitalscheide eine Teilung in zwei Abschnitte, jedoch nicht, wie dieser Autor es angibt, in einen dorsalen und einen ventralen. Es geht vielmehr aus dem bisher einheitlichen Gebilde eine äußere und eine innere Hülle hervor. Die letztere behält bis zum Schluß den muskulösen Charakter der Genitalscheide bei; sie befestigt sich dann, wie dies auch bei den anderen Arten der Fall ist, an dem Vorderende des Ductus ejaculatorius, ohne daß aber Teile von ihr in den letzteren übergehen. Demnach hat also dieser Abschnitt der Genitalscheide lediglich die Aufgabe, die festere Verbindung des Ductus mit dem gesamten Genitalapparat zu bewirken. Das äußere Teilstück der Genitalscheide verliert allmählich seine muskulösen Elemente und befestigt sich an der Außenwand der Bursalmuskelkappe. Es umschließt den Ductus ejaculatorius und den Stiel des Bursalmarkbeutels, der den inneren Abschnitt der Genitalscheide durchbricht und schließlich in den Markraum der Bursalmuskelkappe ausmündet.

Der Ductus ejaculatorius weist den gewöhnlichen Bau auf. Er stellt ein dickwandiges, muskulöses Rohr dar, dessen peripherer Abschnitt von einer starken Schicht von Ringmuskelfibrillen gebildet wird. Dieser Schicht folgt nach innen zu ein Markraum, in welchem ich, was für die Selbständigkeit des Organs spricht, auch Kerne nachweisen konnte. Die innere Auskleidung des Muskelzylinders wird von einer dünnen Membran gebildet, die die histologisch nicht veränderte Fortsetzung der Wandungen der Ausführungsgänge ist. Der Ductus ejaculatorius setzt sich ohne Änderung der Struktur in den Penis fort, der bei dieser Art eine spitz-kegelförmige Gestalt besitzt. Nur hinsichtlich der inneren Auskleidung dieser Partie ergibt sich ein Unterschied gegenüber dem Ductus, insofern nämlich

diese nicht von der Verlängerung der Wandungen der Ausführungsgänge, sondern von einer Fortsetzung des Bursalschlauches, die auch die Außenseite des Penis überzieht, gebildet wird.

In bezug auf die Bursa und den ihr kappenartig aufsitzenden Bursalmuskel habe ich auch bei *Pomphorhynchus laevis* keine besonderen Merkmale auffinden können, so daß sich auch in diesem Falle eine eingehende Beschreibung dieser Organe erübrigt.

### 6. *Neorhynchus rutili* (MÜLL.).

*Echinorhynchus rutili* MÜLL., nec ZED. = *Echinorh. tuberosus* ZED. = *Echinorh. claviceps* ZED.

Der *Neorhynchus rutili* wurde von mir in *Lota lota* (L.) und außerdem noch einmal in wenigen Exemplaren in *Perca fluviatilis* L. aufgefunden. Auch durfte ich durch die Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. LÜHE von ihm gesammeltes Material benutzen, das ebenfalls aus *Lota lota* stammte. Von Herrn Veterinärarzt K. SKRJABIN-St. Petersburg erhielt ich mehrere *Neorhynchen*, die er in *Gasterosteus aculeatus* L. der Ostsee gefunden hatte. Diese waren durch ihre bedeutendere Größe, trotz der für diesen Zweck nicht völlig zureichenden Konservierung, zur Untersuchung des Baues des männlichen Geschlechtsapparats besser geeignet als die sehr viel kleineren Exemplare aus *Lota lota*.

Der anatomische Bau der männlichen Genitalien ist für diese Species nur von SAEFFTIGEN (1884) untersucht worden. Von HAMANN (1891) liegt die Abbildung eines Längsschnittes durch ein männliches Tier (tab. 13 fig. 1), von LÜHE (1911) ein Habitusbild des Männchens (Fig. 1) vor. Da sich jedoch die Angaben des erstgenannten Forschers über den männlichen Geschlechtsapparat keineswegs auf den gesamten Organkomplex, sondern nur auf einen recht kleinen Teil desselben erstrecken, so hielt ich eine eingehende Untersuchung für unbedingt notwendig, zumal bei den wesentlichen Unterschieden in anderen Organsystemen (Haut, Rüsselscheide u. a.), die soweit gehen, daß sie HAMANN sogar zur Aufstellung einer besonderen Familie veranlaßten (HAMANN, 1895 und LÜHE, 1911), mit ziemlicher Sicherheit zu erwarten war, daß sich auch an den Geschlechtsorganen gegenüber den übrigen von mir untersuchten Arten starke Abweichungen nachweisen lassen würden.

Die beiden Hoden füllen die mittlere Partie der Leibeshöhle aus (Taf. 41 Fig. 4). Ihre Größenverhältnisse sind nicht unbeträcht-

lichen Schwankungen unterworfen. So variierte bei 2 Exemplaren von etwa der gleichen Größe aus *Gasterosteus aculeatus* die Länge der Hoden zwischen 0,43 und 0,66 mm bei einer Breite von 0,17 bis 0,27 mm. Auch die Form der Hoden kann sehr wechseln; meist aber fand ich die beiden Hoden derart hintereinander angeordnet, daß das Vorderende des hinteren Hodens in eine Aushöhlung am hinteren Abschnitt des vorderen zu liegen kommt. Umgeben sind die Hoden, ebenso wie ich das bei den anderen Arten feststellte, von einer dünnen strukturlosen Membran.

Aus dem Hinterende jedes Hodens entspringt je ein Vas efferens, auf welches sich die Hodenwandung unverändert fortsetzt. Nach den Angaben SAEFFTIGEN'S (p. 157) sollen nun bei *Neorhynchus rutili* Schlingenbildungen der Samenleiter stattfinden. Hierbei sollen sich je 2 paarige Vesiculae seminales der beiden Vasa efferentia zu einer umfangreichen Blase vereinigen, wobei nach der Darstellung dieses Autors die Verschmelzung eine so vollständige ist, daß die ursprüngliche Zweiteiligkeit des Organs nur noch durch eine ringförmige Einschnürung angedeutet ist. Es sollen also statt der gewöhnlich, wie z. B. bei *Acanthocephalus*-Arten und *Pomphorhynchus laevis*, in der Sechszahl auftretenden Samenblasen bei *Neorhynchus rutili* nur 3 vorhanden sein. Ob jedoch diese Beschreibung SAEFFTIGEN'S in vollem Umfange zutreffend ist, muß ich, trotzdem ich eine ganze Reihe von Schnittserien auf diese Verhältnisse hin untersucht habe, dahingestellt sein lassen, da ich sie nicht mit genügender Deutlichkeit erkennen konnte. Jedenfalls glaube ich aber ebenfalls Verschmelzungen von Vesiculae seminales der beiden Vasa efferentia wahrgenommen zu haben.

Wenn SAEFFTIGEN in seiner Abhandlung (p. 157) den Satz aufstellt: „Die Form und Lage der Kittdrüsen von *Ech. angustatus* und *clavaiceps* stimmt mit den von *Ech. proteus* überein, ihr Umfang verhält sich bei den 3 Arten proportional zur Körperlänge“, so befindet er sich offenbar in der Annahme, daß der Kittapparat bei *Neorhynchus rutili* ebenso wie bei *Acanthocephalus lucii* und *Pomphorhynchus laevis* aus 6 gesonderten Drüsenkörpern mit je 1 Ausführungsgang besteht. Auch aus den Abbildungen von HAMANN und LÜHE, auf die ich vorhin hingewiesen habe, muß geschlossen werden, daß 6 einzelne Drüsen vorhanden sind. Wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung über den Kittapparat von *Neorhynchus* (BIELER, 1913) ausgeführt habe, ist jedoch diese Anschauung durchaus unzutreffend, da für den Kittapparat des *Neorhynchus rutili* ganz andere



Verhältnisse bestehen, als ich sie bei den anderen Arten vorfand. Während bei den letzteren eine Sonderung in 6 voneinander völlig unabhängige Drüsen mit je 1 Ausführungsgang stattfindet, habe ich bei der vorliegenden Species stets nur einen einzigen großen, von einer strukturlosen Tunica propria umhüllten Drüsenkörper wahrgenommen (Taf. 41 Fig. 4). Bei 2 gleich großen Exemplaren aus *Gasterosteus aculeatus* betrug seine Länge 0,48 bzw. 0,84 mm bei einer Breite von 0,19 bzw. 0,27 mm, während ich bei einem sehr viel kleineren, aber geschlechtsreifen Tier aus *Lota lota* eine Länge von 0,22 mm und eine Breite von 0,09 mm feststellte. Daß LÜHE in dem Habitusbild des Männchens 6 kleine, dicht zusammengedrängte Kittdrüsen gezeichnet hat, ist nur dadurch zustande gekommen, daß er äußere Faltungen des Organs als Grenzen der Drüsen angesehen hat. Seine schematische Figur (LÜHE, 1911, fig. 1) beruht auf einer genauer ausgeführten Zeichnung, die er mir zur Veröffentlichung überlassen hat und die solche schwachen Faltungen der Oberfläche der Kittdrüse zeigt (Taf. 41 Fig. 4). Bei der Schematisierung dieser Zeichnung für die Zwecke der „Süßwasserfauna“ wurden dann in der auch mit der bisherigen Literatur in Einklang befindlichen Annahme, daß mehrere, wenn auch offenbar ganz dicht zusammengedrängte Kittdrüsen vorhanden sein mußten, die in der Originalzeichnung fehlenden Grenzen einzelner Kittdrüsen eingefügt. Von einer Sonderung des Inhalts in secernierende Elemente und Secret, wie ich sie bei den bisher beschriebenen Arten durchweg vorfand, ist bei *Neorhynchus rutili* nichts zu erkennen. Meines Erachtens ist hier vielmehr der ganze Drüsenkörper von Protoplasmafäden durchzogen, auf denen das Secret körnchenförmig ausgebreitet ist. In diese aus Protoplasma und Kittmasse zusammengesetzte Substanz ist eine Anzahl von großen Kernen eingebettet, die hinsichtlich ihrer Struktur mit den Hautkernen übereinstimmen. Soweit ich glaube erkannt zu haben, sind stets 12 derartige Kerne vorhanden.

Aus dem dorsalen Abschnitt des Hinterendes der Kittdrüse geht ein kurzer Ausführungsgang hervor, auf den die Kittdrüsenmembran unverändert übergeht. Dieser mündet in ein Kittreservoir aus, welches häufig von einer ventralen und lateralen Fortsetzung der Kittdrüse locker umhüllt wird. Dieses Organ (Taf. 41 Fig. 4), das LÜHE bereits in seinem Habitusbild des Männchens von *Neorhynchus rutili* gezeichnet hat, war bei den beiden Exemplaren aus *Gasterosteus aculeatus* 0,19 bzw. 0,22 mm lang und 0,13 bzw. 0,17 mm breit.

Es ist dicht mit Kittsubstanz angefüllt, so daß es sich durch seine dunklere Färbung schon auf Totalpräparaten recht deutlich von der es zum geringeren oder größeren Teil umschließenden Kittdrüse abhebt. Ungefähr auf seiner Mitte mündet dorsal der vorhin erwähnte Kittgang aus, dessen Wandung sich auch auf das Kittreservoir fortsetzt. Aus dem hinteren Ende des Reservoirs nehmen, nicht, wie eigentlich wegen der Unpaarigkeit des gesamten Kittapparats zu erwarten wäre, einer, sondern 2 Ausführungsgänge ihren Ursprung. Ehe ich jedoch auf deren weiteren Verlauf eingehe, muß ich mich einer Besprechung der Genitalscheide und der von ihr eingeschlossenen Organe zuwenden.

Soweit ich glaube erkannt zu haben, werden die Hoden und der Kittapparat von einem sehr schwachen, überall eng anliegenden Ligamentum suspensorium umschlossen, welches sich in seinem letzten Abschnitt zu einer muskulösen Genitalscheide umgestaltet. Die Entstehung der letzteren kommt meines Dafürhaltens dadurch zustande, daß sich mit dem Ligament von der Leibeswand, besonders deren dorsaler und ventraler Partie, losgelöste Längsmuskelstränge vereinigen und sich unter Umbildung zu Ringmuskulatur mantelförmig um die Ausführungsgänge legen. Nach vorn erstreckt sich die Genitalscheide bis auf den größten Teil des Kittreservoirs. Hinsichtlich ihrer Struktur stimmt sie (Fig. N u. O *Gs*) im wesentlichen mit der der übrigen von mir untersuchten Arten überein. Ihre Außenschicht wird von Ringmuskelfibrillen gebildet, der nach innen zu ein mehr oder minder kräftiger Markraum folgt. Der größte Teil der Genitalscheide ist frei von Kernen. Erst kurz vor ihrer Befestigung an der Bursalmuskelkappe fand ich in der Marksubstanz 2 kleine Kerne, die jederseits einer seitlich von dem Bursalmuskelmarkbeutel auf gleicher Höhe liegen. Statt der in der vorderen Partie der Genitalscheide fehlenden Kerne traf ich in den Längsmuskelsträngen, die sich von der Leibeswand losgelöst haben, kleine Kerne an, und zwar nicht weit von der Stelle, wo sich diese Längsmuskelstränge zwecks Bildung der Genitalscheide mantelförmig um die Ausführungsgänge legen.

Nach dem Eintritt in die Genitalscheide, etwa in gleicher Höhe mit der Mitte des Kittreservoirs, vereinigen sich die beiden bis dahin getrennten Vasa efferentia zum Vas deferens. Nach dem Zusammentritt erweitert sich das Vas deferens (Fig. N u. O *vd*) in dem Maße, wie das Kittreservoir an Umfang verliert. Auf diese Weise erlangt es am vorderen, blinden Ende des Bursalmuskelmark-

beutels seine mächtigste Ausdehnung; es füllt an dieser Stelle den weitaus größten Teil des von der Genitalscheide umschlossenen Hohlraums aus. Weiter nach hinten wird der Samenleiter, wie aus Fig. O ersichtlich ist, dann wieder sehr viel enger, da der Raum im Inneren der Genitalscheide seinen Durchmesser verringert und außerdem der Umfang des Bursalmuskelmarkbeutels zunimmt. Das

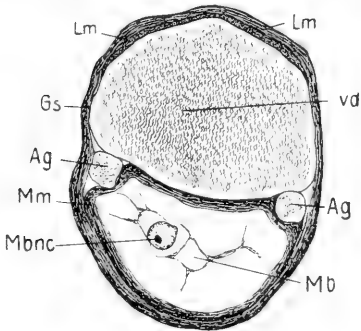


Fig. N.

Fig. N. *Neorhynchus rutili* (MÜLL.). Querschnitt durch den männlichen Geschlechtsapparat. 240 : 1. Ag die beiden Ausführungsgänge aus dem Kittreservoir. Gs Genitalscheide. Lm die beiden Längsmuskelbänder. Mb Markbeutel des Bursalmuskelmarkbeutels mit einem seiner beiden Kerne Mbnc. Mm Muskelmantel des Bursalmuskelmarkbeutels. vd Vas deferens.

Fig. O. *Neorhynchus rutili* (MÜLL.). Längsschnitt durch das Hinterende des männlichen Genitalapparats. 240 : 1. Ag Ausführungsgang aus dem Kittreservoir. B Bursa. Bm Bursalmuskelkappe. dct Ductus ejaculatorius mit einem seiner beiden Kerne dctnc. Gs Genitalscheide. Mb Markbeutel des Bursalmuskelmarkbeutels. Mbst Markbeutelstiel. Mm Ringmuskelmantel des Bursalmuskelmarkbeutels. P Penis. vd Vas deferens.

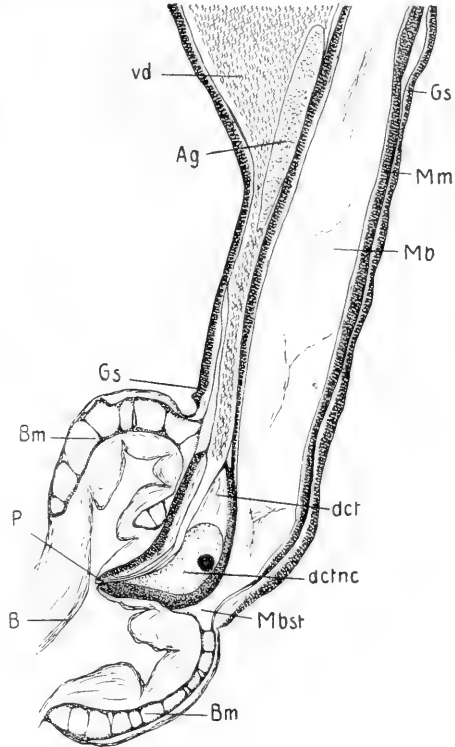


Fig. O.

Vas deferens ergießt dann schließlich seinen Inhalt in den Ductus ejaculatorius. Eine blindsackförmige Vesicula seminalis an ihm, wie bei den beiden *Acanthocephalus*-Arten und *Echinorhynchus salmonis*, habe ich bei *Neorhynchus rutili* nicht feststellen können.

Zu den Seiten des Vas deferens, zwischen dieses und die Genitalscheide gelagert, fand ich jederseits ein Längsmuskelband

(Fig. N *Lm*). In dem hinteren Abschnitt ihres Verlaufes nehmen diese beiden Muskelstränge so an Dicke zu, daß sie im Querschnitt eine flach dreieckige Gestalt erlangen. Nach vorn dagegen besitzen sie die Form eines sehr flachen Bandes, weshalb es schwer hält, sie überhaupt zwischen der Genitalscheide und der Wandung des Samenleiters zu erkennen. Da es sich hier unzweifelhaft um die gleichen Bildungen handelt, wie ich sie auch bei den meisten anderen Arten vorfand, versuchte ich die zugehörigen Kerne aufzufinden, was mir jedoch nicht gelang. So halte ich mich denn zu der Annahme berechtigt, daß die Kerne in den beiden Längsmuskelbändern nicht während ihres Verlaufes innerhalb der Genitalscheide liegen, sondern weiter nach vorn. Nach dem Austritt aus der vorderen Partie der Genitalscheide lösen sie sich aber in mehrere Faserzüge auf, aus welchem Grunde es mir überhaupt nicht mehr möglich war, sie zwischen den zur Ausbildung der Genitalscheide dienenden Längsmuskelsträngen zu unterscheiden.

Dicht hinter dem Kittreservoir folgt der Bursalmuskelmarkbeutel, welcher ebenso wie das erstere den ventralen Raumabschnitt innerhalb der Genitalscheide einnimmt. Nur anfangs besitzt er einen sehr geringen Durchmesser, nimmt dann aber bald so an Ausdehnung zu, daß er alle anderen von der Genitalscheide eingeschlossenen Organe bei weitem an Größe überragt. Diesen bedeutenden Umfang behält er während seiner ganzen Länge bei und verringert ihn auch nur sehr wenig in seinem am weitesten nach hinten gelegenen Abschnitt (Fig. O). In seinem Bau stimmt der Bursalmuskelmarkbeutel des *Neorhynchus rutili* vollkommen mit dem aller übrigen von mir untersuchten Arten überein. So besteht er auch bei dieser Species aus 2 zwar sehr eng miteinander verbundenen, dennoch aber wohl völlig selbständigen Teilen, nämlich dem eigentlichen Markbeutel (Fig. N u. O *Mb*) und dem ihn mit Ausnahme des Markbeutelstiels außen umschließenden Muskelmantel (Fig. N u. O *Mm*). Dieser letztere besteht aus einer peripheren Schicht von Ringmuskelfibrillen, auf deren Innenfläche sich ein Markraum ausbreitet. In dem vorderen Abschnitt des Organs weist dieser 2 kleine seitlich gelegene Kerne auf. Gegen den Markbeutel ist der Muskelmantel durch eine dünne Sarcolemmamembran abgegrenzt. Der Markbeutel besitzt in seinem Inneren netzförmig umspinnen von Protoplasmafäden 2 Kerne (Fig. N *Mbnc*), die, wenn auch größer als die Kerne des Muskelmantels, doch noch sehr viel kleiner als die Kerne der Haut und der Kittdrüse sind. Durch einen sehr kurzen, aber verhältnismäßig

recht umfangreichen Stiel (Fig. O *Mbst*) kommuniziert der Inhalt des Markbeutels mit dem des Markraums der Bursalmuskelkappe.

Außer den bisher besprochenen Organen umschließt die Genitalscheide nur noch die Ausführungsgänge aus dem Kittreservoir. Wie ich bereits früher gesagt habe, nehmen deren 2 aus dem hinteren Abschnitt des Reservoirs ihren Ursprung. Diese beiden Kittgänge (Fig. N u. O *Ag*) lagern sich jederseits einer seitlich von Vas deferens und Bursalmuskelmarkbeutel, eine Lagebeziehung, die sie auch während ihres ganzen weiteren Verlaufes unverändert beibehalten. Ohne vorher wesentlich an Umfang zugenommen zu haben, münden sie zusammen mit dem Vas deferens in den Ductus ejaculatorius aus. Eine Vereinigung der Kittgänge zu einem gemeinschaftlichen Ausführungsgang, wie sie sich bei den übrigen von mir untersuchten Arten stets meines Erachtens vor der Ausmündung in den Ductus vollzieht, konnte ich bei *Neorhynchus rutili* nicht beobachten.

Nach der Ausmündung des Samenleiters und der Kittgänge in den Ductus ejaculatorius verliert die Genitalscheide ihre muskulösen Bestandteile und befestigt sich, wie Fig. O zeigt, an der Bursalmuskelkappe (*Bm*). Von einer Sonderung der Genitalscheide in zwei Teile in der Weise, daß ein innerer Abschnitt von der gleichen Struktur wie die Genitalscheide abgegliedert wird, der sich ringförmig an das Vorderende des Ductus ejaculatorius anlegt und nur von dem Stiel des Markbeutels durchbrochen wird, habe ich nichts wahrnehmen können.

Der die Inhalte des Vas deferens und der Kittgänge gemischt enthaltende Ductus ejaculatorius (Fig. O *dct*) mit seinem frei in die Bursalhöhle hineinragenden Endabschnitt, dem Penis (*P*), stellt ein verhältnismäßig recht kurzes und gedrungenes Muskelrohr dar. Wie bei den früher behandelten Species besteht seine äußere Schicht aus Ringmuskelfasern, die auf ihrer Innenseite einen zum Teil sehr starken Markraum besitzen. Während die innere Auskleidung der vorderen Partie dieses Ringmuskelzylinders von einer dünnen Membran gebildet wird, in welcher ich die Fortsetzung der Wandungen der Ausführungsgänge erkannt zu haben glaube, wird der Penis auf seiner Innen- und ebenso auch auf seiner Außenfläche von einer Verlängerung des Bursalschlauches überzogen. In dem ventralen, stark ausgeweiteten Anteil des Markraumes findet man 2 große Kerne (Fig. O *dctnc*), die so dicht nebeneinander liegen, daß ihre Zwischengrenze nur sehr schwer zu erkennen ist. Anscheinend infolge dieser

Erweiterung des Markraumes ist der kegelförmige Penis gegen den Ductus ejaculatorius dorsalwärts abgebogen.

Die Bursa (Fig. 14 B) des *Neorhynchus rutili* weist, soviel ich erkennen konnte, bezüglich ihres Baues die gleichen Verhältnisse auf wie die der anderen Arten. In der Umgebung des Penis wird der eine Verlängerung der Haut darstellende Bursalschlauch kappenartig von dem Bursalmuskel (*Bm*) umfassen, der ebenfalls die gewöhnliche Zusammensetzung hat. Sein Markraum steht an der vorderen ventralen Partie, wie ich das bereits an anderer Stelle gesagt habe, in direkter Verbindung mit dem Markbeutel.

### 7. *Neorhynchus agilis* HAMANN.

*Echinorhynchus agilis* RUD.

Da HAMANN (1895) den einheimischen *Neorhynchus rutili* mit dem aus der Mittelmeerfauna bekannten *Neorhynchus agilis* systematisch vereinigt hatte, hielt ich es für geboten, auch diese Form zu untersuchen. Es lag mir vor allem daran, festzustellen, ob die Übereinstimmung in der Beschaffenheit der Haut und anderer Organsysteme, ferner in der Bestachelung des Rüssels sich nicht auch für den Bau des männlichen Geschlechtsapparats nachweisen ließ. In der gleichen Arbeit hat der vorhin erwähnte Forscher auch eine ausführliche Beschreibung dieser Species gegeben, nach welcher die Anatomie der männlichen Genitalien im allgemeinen die gleiche wie die der 5 ersten von mir untersuchten Arten sein mußte. Daß jedoch diese Darstellung nicht in vollem Umfange zutreffend ist, dürfte schon aus meiner Mitteilung über den Kittapparat von *Neorhynchus* ersichtlich sein.

In den Sammlungen des hiesigen Zoologischen Museums war neben einigen noch nicht entwickelten ein einziges geschlechtsreifes, männliches Exemplar von *Neorhynchus agilis* aus *Mugil auratus* vorhanden. Durch die liebenswürdige Vermittlung von Herrn Prof. Dr. LÜHE erhielt ich weiteres Material aus *Mugil* von der Direktion der k. k. Zoologischen Station zu Triest.

Die beiden Hoden liegen dicht hintereinander, nicht genau in der Mitte des Körpers, sondern mehr dem Hinterende genähert; sie sind länglich oval bis zylindrisch, 0,34—0,77 mm lang, 0,22—0,26 mm breit. Stets ist der vordere Hoden länger, dagegen weniger breit als der hintere. Umschlossen wird jeder von einer strukturlosen Tunica propria.



ist von HAMANN in völlig zutreffender Weise geschildert worden. In dem faserig strukturierten Protoplasma ist die körnige Kittsubstanz locker verstreut. Hierin eingebettet sind nicht, wie bei *Neorhynchus rutili*, 12, sondern nur 8 0,07—0,08 mm große Kerne (*nc*). In der Kernsubstanz, die sich sehr wenig intensiver als das Protoplasma färben läßt, liegen sich recht stark färbende Massen von sehr wechselnder Gestalt. Der hintere dorsale Abschnitt der Kittdrüse geht allmählich in einen nur sehr kurzen Ausführungsgang (*Kg*) über, der ungefähr in der Mitte des Kittreservoirs ausmündet.

Direkt hinter der Kittdrüse ist das Kittreservoir (*Res*) gelegen, welches im Längsschnitt eine rundlich ovale bis dreieckige Gestalt besitzt. Es ist nach meinen Messungen 0,22—0,30 mm lang und 0,17—0,21 mm breit. Die äußere Umhüllung bildet eine dünne Membran, welche die Fortsetzung der Kittdrüsenwandung ist. Das Reservoir ist durchweg sehr dicht mit Kittsubstanz angefüllt. Aus seinem Hinterende gehen auch bei dieser Species 2 Ausführungsgänge (*Ag*) hervor, auf deren weiteren Verlauf ich aber erst später eingehen möchte.

Schon die hintere Partie des Kittreservoirs wird von der Genitalscheide (Fig. P *Gs*) umschlossen. Ihre Entstehung vollzieht sich in gleicher Weise wie bei *Neorhynchus rutili*. Zahlreiche von der Leibeshaut losgelöste dünne Längsmuskelstränge legen sich, indem sie sich zu Ringmuskulatur umwandeln (Fig. P *M*), mantelförmig um die Ausführungsgänge und bilden so die Genitalscheide. Sie ist bei *Neorhynchus agilis* etwas kräftiger als bei der nahe verwandten Form. In ihrer Marksubstanz stellte ich nicht nur im hinteren, sondern auch im vorderen Abschnitt einige Kerne fest, die bedeutend kleiner als die Hautkerne sind. Hierdurch unterscheidet sich die Genitalscheide der vorliegenden Species von der des *Neorhynchus rutili*, bei welcher Art ich in dem vorderen Anteil der Genitalscheide keine Kerne fand, statt dessen aber solche in den Längsmuskelsträngen wahrnahm, die zur Bildung der Genitalscheide dienen.

Innerhalb der Genitalscheide füllt das Vas deferens die dorsale Partie aus. Sogleich nach der Vereinigung der Vasa efferentia nimmt es, wie dies auch bei *Neorhynchus rutili* der Fall ist, einen sehr großen Umfang an, den es auch eine größere Strecke seines Verlaufes beibehält, um erst etwa in der Mitte der Genitalscheide allmählich an Ausdehnung zu verlieren. Seine Wandung stimmt mit der der Vasa efferentia überein. Irgendwelche besonderen Merk-



male habe ich an dem Vas deferens nicht beobachten können. Es mündet schließlich in den Ductus ejaculatorius aus.

Die den Raum im Inneren der Genitalscheide durchziehenden Längsmuskelbänder, die ich bei *Neorhynchus rutili* zwischen dem Vas deferens und der Genitalscheide gefunden habe, glaube ich auch in äußerst schwacher Ausbildung bei *Neorhynchus agilis* wahrgenommen zu haben. Es ist mir jedoch nicht möglich, über sie genauere Angaben zu machen.

Gleich hinter dem Kittreservoir folgt der Bursalmuskelmarkbeutel. Entsprechend der dorsalen Lage des Samenleiters liegt er in der Genitalscheide durchweg ventral. Vorn hat er einen sehr geringen Durchmesser, nimmt dann aber, nachdem das Vas deferens in der mittleren Partie der Genitalscheide an Ausdehnung wesentlich eingebüßt hat, stark an Umfang zu. In seinem hinteren Abschnitt nimmt er den größten Teil des von der Genitalscheide umschlossenen Hohlraums ein und verringert seinen Durchmesser auch nur relativ wenig in dem von dem Ringmuskelmantel nicht mehr umgebenen Markbeutelstiel, der die Kommunikation mit dem Markraum des Bursalmuskels vermittelt. Hinsichtlich der Zusammensetzung des Bursalmuskelmarkbeutels gibt HAMANN (1895, p. 36) auch für *Neorhynchus agilis*, ebenso wie er das für andere Arten getan hat (1891, p. 191), an, daß er aus 2 Zellen besteht, welche auf ihrer Oberfläche Ringmuskelfibrillen abgeschieden haben. Darauf, daß diese Darstellung kaum zutreffend sein dürfte, habe ich schon gelegentlich der Beschreibung des Bursalmuskelmarkbeutels von *Acanthocephalus lucii* aufmerksam gemacht. Nach meinen Untersuchungen besteht auch in diesem Falle der Bursalmuskelmarkbeutel aus dem eigentlichen Markbeutel mit seinen beiden Kernen und dem ihn umschließenden Ringmuskelmantel, dessen Marksubstanz ebenfalls 2 Kerne aufweist. Diese beiden Kerne des Muskelmantels hat HAMANN offenbar auch bei *Neorhynchus agilis* nicht gefunden, wodurch dann auch seine Angaben über die Entstehung des Bursalmuskelmarkbeutels ihre hinreichende Erklärung finden.

Seitlich von dem Vas deferens und dem Bursalmuskelmarkbeutel liegt je einer der beiden Ausführungsgänge, die aus dem Hinterende des Kittreservoirs hervorgehen. In ihrem ganzen Verlauf bieten sie das gleiche Verhalten wie die entsprechenden Bildungen des *Neorhynchus rutili*, nur scheinen sie bei *Neorhynchus agilis* stets etwas umfangreicher zu sein. In einer seiner Abbildungen hat HAMANN (1895, tab. 4 fig. 8 Ag) die beiden Kittgänge vollkommen

richtig gezeichnet. Ob er jedoch wirklich das Vorhandensein von nur 2 Kittgängen gefunden hat, halte ich für durchaus zweifelhaft. Aus seiner Darstellung ist dies wenigstens keineswegs ersichtlich, vielmehr dürfte er, da er von 6 Kittdrüsen spricht und den Verlauf der Kittdrüsenausführgänge als den gewöhnlichen schildert, von der Annahme ausgegangen sein, daß auch bei *Neorhynchus agilis* 6 Kittgänge vorhanden sind. Die Ausmündung der beiden Kittgänge in den Ductus ejaculatorius vollzieht sich wie bei der nahe verwandten Species zusammen mit dem Vas deferens ohne vorher stattfindende Vereinigung.

Der letzte Abschnitt des männlichen Geschlechtsapparats mit der Bursa hat die völlig gleiche Beschaffenheit wie bei *Neorhynchus rutili*. Die Übereinstimmung zwischen beiden Arten geht so weit, daß selbst die Form des Penis die nämliche ist. Auch bei *Neorhynchus agilis* ist der Penis gegen den Ductus ejaculatorius dorsalwärts abgeknickt. Es dürfte daher die eingehende Beschreibung dieser Partie unnötig sein, da ich doch nur das, was ich über sie bei der vorigen Species angegeben habe, wiederholen könnte.

### Anhang.

#### Über *Acanthocephalen* mit nur einem Hoden.

Meinen Darlegungen über den männlichen Genitalapparat einiger *Acanthocephalen* möchte ich noch die Beschreibung einer Abnormität hinzufügen, die ich in 2 Fällen bei *Acanthocephalus ranae* (SCHRANK) [= *Echinorhynchus ranae* SCHRANK = *Echinorh. haeruca* RUD.], einer sonst von mir nicht näher untersuchten Art, und einmal auch bei *Neorhynchus agilis* feststellen konnte.

Herr cand. rer. nat. G. SCHUMACHER überließ mir ein Exemplar *Acanthocephalus ranae* aus *Rana temporaria* L. Bei der Untersuchung des Totalpräparats stellte es sich nun heraus, daß nur ein einziger Hoden vorhanden war. Ein zweites, in gleicher Weise abnorm gebautes Individuum derselben Art fand ich dann noch in Cedernholzölmaterial, das mir Herr Prof. Dr. LÜHE freundlichst zur Verfügung gestellt hatte. Da aber dieses 2. Exemplar, auf welches LÜHE (1912, p. 301) übrigens schon hingewiesen hat, infolge seiner unter Quetschung erfolgten Konservierung (als Totalpräparat mit vorgepreßtem Rüssel für Kurszwecke) flach gedrückt war, war es leider zur Untersuchung im Schnitt nicht mehr geeignet. Ich mußte mich daher darauf be-

schränken, die durch diese Abnormität geschaffenen etwaigen Abänderungen im anatomischen Bau des Geschlechtsapparats an dem ersteren Exemplar zu untersuchen.

Hierbei fand ich nun, daß von dem einzigen vorhandenen Hoden 2 Vasa efferentia abgehen, und zwar nimmt das eine aus der vorderen Partie des Hodens seinen Ursprung, das andere aus seinem Endabschnitt. Sonst waren, soweit ich die Verhältnisse übersehen konnte, die Genitalien durchweg normal gebaut. Das gleiche Verhalten ist auch bereits bei *Acanthocephalus lucii* von SAEFFTIGEN (1884, p. 156 Anm.) gefunden, aber meines Erachtens irrtümlich gedeutet worden, da er von der Annahme ausgeht, daß es sich um junge Individuen handelt, aus deren einem Hoden „durch eine in der Mitte des Hodens ringförmig und schräg zur Achse verlaufende Einschnürung“ sich die beiden endgültigen Hoden entwickeln. Denn nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von HAMANN (1891) und KAISER (1891—1893) werden die beiden Keimdrüsen als 2 kugelförmige Zellen angelegt. Ich bin demnach zu der Überzeugung gelangt, daß man es in allen diesen Fällen mit sekundären Verschmelzungen der beiden ursprünglich vorhandenen Hoden zu tun hat. Hierfür spricht vor allem auch die erhaltene Paarigkeit der Vasa efferentia. Übrigens möchte ich noch bemerken, daß ein analoges Verhalten 2 Trematodenarten, *Diplodiscus subclavatus* GZE. [= *Amphistomum subclavatum* RUD.] und *Asymphyllodora tincae* MODEER [= *Distomum perlatum* NORDM.], aufweisen, bei denen ebenfalls aus einem einzigen Hoden 2 Vasa efferentia hervorgehen (Looss, 1894, p. 178 und LÜHE, 1909, p. 38 u. 92). Durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen (Looss, 1892) ist auch in diesen Fällen eine nachträgliche Verschmelzung der ursprünglich in der Zweizahl vorhandenen Hoden zu einem einzigen festgestellt worden. Während aber hier das Vorkommen eines Hodens das normale Verhalten darstellt, handelt es sich, soweit mir bekannt ist, bei den Acanthocephalen stets nur um abnorm gebaute Tiere. Ob nun unter den letzteren auch solche vorkommen können, bei denen nur ein Vas efferens vorhanden ist, wie dies LÜHE (1912, p. 301 u. tab. 14 fig. 14) bei dem von ihm gefundenen ebenfalls mit nur einem Hoden versehenen Exemplar von *Acanthocephalus lucii* auf Grund der Untersuchung eines gefärbten Totalpräparats angenommen hat, muß ich dahingestellt sein lassen. Ich glaube aber mit ziemlicher Bestimmtheit vermuten zu können, daß auch bei diesem Exemplar der 2. Samen-

leiter vorhanden war und daß er sich nur nicht im Totalpräparat mit hinreichender Deutlichkeit erkennen ließ.

Leider konnte ich an dem Exemplar von *Neorhynchus agilis* nicht mehr feststellen, ob aus dem einen Hoden 2 Vasa efferentia hervorgehen, da ich es zur Herstellung einer Längsschnittserie verwandt hatte. Jedoch scheinen die Größenverhältnisse der Hoden bei dem abnormen und einem etwa gleich großen, normal gebauten Tier dafür zu sprechen, daß es sich auch in diesem Falle um eine sekundäre Verschmelzung handelt. Betrug bei dem ersteren die Länge des Hodens 0,83 mm, so war bei dem normal gebauten Exemplar der vordere Hoden 0,51 mm, der hintere 0,45 mm lang.

### C. Schlußfolgerungen.

Bei dem Versuch, die im Vorstehenden dargestellten Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammenzufassen und sie insbesondere für systematische Zwecke zu verwerten, bin ich mir bewußt, daß derartige Betrachtungen keinen endgültigen Charakter besitzen können, sondern daß zur Erreichung dieses Zieles die Untersuchung der weiblichen Tiere unbedingt erforderlich ist, wie ich das ja schon in meinen einleitenden Bemerkungen zum Ausdruck gebracht habe. Jedoch bin ich im Verlaufe meiner Arbeit geradezu zu der Überzeugung gedrängt worden, daß in entsprechender Weise wie bei den männlichen Individuen auch bei einer eingehenden Untersuchung der Anatomie der weiblichen Genitalien eine Reihe von spezifischen Merkmalen zur Wahrnehmung gelangen werden. Ich glaube daher besonders aus dieser Überzeugung die Berechtigung herleiten zu dürfen, meine Resultate, wenn auch nur mit provisorischer Gültigkeit, vom systematischen Standpunkte aus zu beleuchten.

Durch meine Befunde bin ich — selbstverständlich nur insoweit es sich um die von mir untersuchten Species handelt — zu der Ansicht gelangt, daß in erster Linie für die systematische Stellung der einzelnen Art der Bau des Kittapparats in Betracht gezogen werden muß. Dagegen besitzt nach meiner Meinung das Verhalten der übrigen zum männlichen Geschlechtsapparat gehörenden Organe in dieser Hinsicht entweder gar keine oder nur untergeordnete Bedeutung.

Auf Grund der für die Anatomie des Kittapparats gefundenen Resultate ist es klar, daß ich die 7 von mir untersuchten Species in 2 Gruppen teilen muß. Von diesen ist die eine, welche die 5

ersten von mir behandelten Arten, nämlich *Acanthocephalus lucii*, *Acanthocephalus anguillae*, *Echinorhynchus gadi*, *Echinorhynchus salmonis* und *Pomphorhynchus laevis*, umfaßt, dadurch charakterisiert, daß der Kittapparat in 6 voneinander vollkommen unabhängige Drüsen differenziert ist, von denen jede einen eigenen Ausführungsgang besitzt. Diese 6 Kittgänge vereinigen sich, kurz bevor sie das in ihnen enthaltene Secret in den Ductus ejaculatorius ergießen. Ganz anders verhalten sich die übrig bleibenden Arten, *Neorhynchus rutili* und *agilis*, die die 2. Gruppe bilden. Hier ist ein einheitlicher Drüsenkörper vorhanden, aus welchem ein kurzer Ausführungsgang in ein Kittreservoir führt. Aus dem letzteren gehen 2 Kittgänge hervor, welche, bis zum Schluß getrennt, in den Ductus ejaculatorius ausmünden.

Den Beweis dafür, daß der von mir eingeschlagene Weg, für den ich den Bau des Kittapparats als Ausgangspunkt gewählt habe, wohl der richtige ist, halte ich dadurch für erbracht, daß HAMANN (1895) in seinem Versuch einer Systematik unter Bezug auf andere anatomische Kennzeichen, außer einer 3. Familie, von der ich keine Vertreter untersucht habe, die beiden von mir angegebenen als *Echinorhynchidae* und *Neorhynchidae* unterscheidet. Die 3. von HAMANN aufgestellte Familie, die er als *Gigantorhynchidae* bezeichnet, ist ebenfalls durch ein von den beiden anderen verschiedenes Verhalten des Kittapparats ausgezeichnet, indem hier, wie aus dem Habitusbild des Männchens von *Gigantorhynchus echinodiscus* HAMANN [= *Echinorhynchus echinodiscus* DIES.] (Taf. 41 Fig. 5) ersichtlich ist, stets 8 Kittdrüsen auftreten.

Bei den beiden *Neorhynchen* unterscheidet sich der Bau der männlichen Genitalien hauptsächlich nur durch die verschieden große Anzahl der Kittdrüsenkerne. Denn nach meinen Untersuchungen enthielt die Kittdrüse des *Neorhynchus rutili* stets 12, bei *Neorhynchus agilis* dagegen in allen Fällen nur 8 Kerne.

Versuche ich nun das System innerhalb der 1. Gruppe weiter fortzuführen, so möchte ich zunächst *Echinorhynchus gadi* gegenüber den übrigen 4 Arten hervorheben, da hierfür eine ganze Reihe von triftigen Gründen sprechen. Erstens fehlen dieser Species die blind-sackförmigen Vesiculae seminales an den Vasa efferentia, welche den anderen Arten dieser Gruppe, wenn auch in noch so schwacher Ausbildung, stets zukommen. Ferner unterscheidet sich der *Echinorhynchus gadi* von den anderen Arten wesentlich durch die sehr viel stärkere Ausbildung der Genitalscheide und das Vorhandensein eines

schräg verlaufenden Längsmuskelstranges statt der sonst vorkommenden innerhalb der ganzen Länge der Genitalscheide verlaufenden beiden Längsmuskelrohre. Eine einzigartige Stellung nimmt er dann auch noch wegen der Drehung der von der Genitalscheide umschlossenen Organe ein.

Von den übrig bleibenden 4 Arten muß ich auf Grund meiner Ergebnisse *Acanthocephalus lucii*, *Acanthocephalus anguillae* und *Echinorhynchus salmonis* dem *Pomphorhynchus laevis* gegenüberstellen, und zwar wegen des Baues der Samenleiter. Bei der letztgenannten Art vereinigen sich die Vasa efferentia erst innerhalb der Genitalscheide zum Vas deferens, während dies bei den 3 anderen schon auf der Höhe der letzten Kittdrüsen der Fall ist. Außerdem habe ich bei den 3 ersten Formen auch am Vas deferens eine blindsackförmige Vesicula seminalis in geringerer oder stärkerer Ausbildung festgestellt, die dem *Pomphorhynchus laevis* fehlt.

Wenn ich mich wegen dieser Verhältnisse nun auch versucht fühle, den *Echinorhynchus salmonis* der Gattung *Acanthocephalus* zuzuordnen, so spricht dagegen die verschiedene Lage des Zentralnervensystems und die verschiedene Form der Eier, der jedenfalls auch Verschiedenheiten im Baue der weiblichen Geschlechtswege (speziell der Uterusglocke) entsprechen dürften. LÜHE (1911, p. 21) ist ja durch seine diesbezügliche Übereinstimmung mit *Echinorhynchus gadi* geradezu dazu geführt worden, ihn mit diesem in eine Gattung zu stellen. Durch meine Ergebnisse dürfte es aber wohl erwiesen sein, daß eine Zusammenstellung dieser beiden Species nicht mehr haltbar ist. Meines Dafürhaltens wird man daher darauf angewiesen sein, eine neue Gattung für *Echinorhynchus salmonis* aufzustellen, die in der Lage des Zentralnervensystems und im Bau der Eier mit der Gattung *Echinorhynchus*, bezüglich des Baues der männlichen Genitalien mit *Acanthocephalus* im wesentlichen übereinstimmt. Es wird nachzuprüfen sein, ob und welche Formen der neu aufzustellenden Gruppe außer *Echinorhynchus salmonis* noch einzureihen sind. In Frage kommen an erster Stelle *Echinorhynchus clavula* DUJ., nec HAMANN und *Echinorhynchus truttiae* SCHRANK. Ich selbst habe diese Species leider nicht untersuchen können, da mir zwar altes, von v. LINSTOW gesammeltes Material von *Echinorhynchus truttiae* vorlag, jedoch dessen Erhaltungszustand eine feinere anatomische Untersuchung aussichtslos erscheinen ließ. Von der genaueren anatomischen Untersuchung dieser beiden wie überhaupt anderer bisher anatomisch noch nicht erforschter Arten und weiter auch von

der noch ausstehenden Untersuchung anderer Organsysteme, vor allem der weiblichen Geschlechtsorgane, wird auch das künftige Urteil über die gegenseitigen Beziehungen der drei genannten Gattungen abhängig zu machen sein.

Zum Schlusse meiner Arbeit sei es mir vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. M. BRAUN für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für das wohlwollende Interesse und die Förderung, deren ich mich während meiner Untersuchungen erfreuen durfte, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ferner nehme ich Gelegenheit, Herrn Prof. Dr. LÜHE für die stets bereitwillige Unterstützung mit Rat und Tat meines verbindlichsten Dankes zu versichern. Auch will ich nicht unterlassen, an dieser Stelle der Direktion der k. k. Zoologischen Station zu Triest sowie Herrn Veterinärarzt K. SKRJABIN-St. Petersburg und Herrn cand. rer. nat. G. SCHUMACHER für die Überlassung von Untersuchungsmaterial zu danken.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BIELER, W., 1913, Über den Kittapparat von Neorhynchus, in: Zool. Anz., Vol. 41, p. 234—236, 1 fig.
- GREEFF, R., 1864, Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte von Echinorhynchus miliaris ZENKER (Echinorhynchus polymorphus), in: Arch. Naturg., Jg. 30, Bd. 1, p. 98—140, tab. 2 u. 3.
- HAMANN, O., 1891, Monographie der Acanthocephalen (Echinorhynchen). Ihre Entwicklungsgeschichte, Histogenie und Anatomie nebst Beiträgen zur Systematik und Biologie, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 25 (N. F., Vol. 18), p. 113—231, tab. 5—14. — Auch separat unter dem Titel:
- , 1891, Die Nematelminthen. Beiträge zur Kenntnis ihrer Entwicklung, ihres Baues und ihrer Lebensgeschichte. Heft 1. Monographie der Acanthocephalen (Echinorhynchen), 119 pp., 10 Taf., Jena.
  - , 1895, Die Nematelminthen. Beiträge usw., Heft 2, VII u. 120 pp., 11 Taf., Jena.
- KAISER, JOH. E., 1891—1893, Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung, in: Bibliotheca zool., Heft 7, 138 + 148 + XIX pp., 10 Taf.
- LEUCKART, R., 1876, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Ein Hand- und Lehrbuch für Naturforscher und Ärzte, Vol. 2, Leipzig u. Heidelberg.
- v. LINSTOW, 1895, Zur Anatomie von Echinorhynchus clavula DUJ., in: Arch. Naturg., Jg. 61, Bd. 1, p. 145—158, tab. 9.
- LOOSS, A., 1892, Über Amphistomum subclavatum RUD. und seine Entwicklung, in: Festschr. LEUCKART, p. 147—167, 1 Textfig., tab. 19 u. 20, Leipzig.
- , 1894, Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers, in: Bibliotheca zool., Heft 16, 296 pp., 9 Taf.



- LÜHE, M., 1904—1905, Geschichte und Ergebnisse der Echinorhynchen-Forschung bis auf WESTRUMB (1821), in: Zool. Ann., Vol. 1, p. 139 bis 353.
- , 1909, Parasitische Plattwürmer. I. Trematodes, in: BRAUER, Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 17, 217 pp., 188 Textfig., Jena.
- , 1911, Acanthocephalen, *ibid.*, Heft 16, p. 1—60, 87 Textfig., Jena.
- , 1912, Zur Kenntnis der Acanthocephalen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Vol. 1, p. 271—306, 12 Textfig., tab. 13 u. 14.
- MÜHLING, P., 1898, Die Helminthen-Fauna der Wirbeltiere Ostpreussens, in: Arch. Naturg., Jg. 64, Bd. 1, p. 1—118, tab. 1—4.
- SAEFFTIGEN, A., 1884, Zur Organisation der Echinorhynchen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 10, Heft 1, p. 120—171, tab. 3—5.
-

### Erklärung der Abbildungen.

---

#### Tafel 41.

Fig. 1. *Echinorhynchus gadi* MÜLL. Gesamtbild eines Männchens. 9,5 : 1.

Fig. 2. *Echinorhynchus salmonis* MÜLL. Gesamtbild eines Männchens. 20 : 1.

Fig. 3. *Pomphorhynchus laevis* (MÜLL.). Gesamtbild eines Männchens. 20 : 1.

Fig. 4. *Neorhynchus rutili* (MÜLL.). Gesamtbild eines Männchens. ca. 80 : 1.

Fig. 5. *Gigantorhynchus echinodiscus* HAMANN. Gesamtbild eines Männchens. 2,5 : 1.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Beiträge zur Kenntnis der Leptomedusen.

Von

I. Apstein, Kiew.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel 42 u. 43.

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	580
Material und Technik . . . . .	581
I. <i>Octorchis gegenbauri</i> . . . . .	582
1. Teil. Die Lage der Eizellen . . . . .	584
a) Die Gonade des Magenstiels . . . . .	584
aa) Die Form der Gonade . . . . .	584
bb) Das Ectoderm . . . . .	585
cc) Das Entoderm . . . . .	587
dd) Literatur . . . . .	593
b) Die Gonade der Subumbrella . . . . .	594
2. Teil. Die Entstehung der Eizellen . . . . .	596
a) Vorbemerkung . . . . .	596
b) Zeitliche und morphologische Unterschiede in der Entwicklung der Meduse . . . . .	597
c) Die Bildung des Magenstiels . . . . .	599
d) Die Entstehung der Gonaden . . . . .	602
Zusammenstellung der Ergebnisse für <i>Octorchis</i> . . . . .	609
II. <i>Eutimium elephas</i> . . . . .	610
III. <i>Saphenia</i> sp. . . . .	611
IV. <i>Helgicirrho schultzei</i> . . . . .	611

	Seite
V. <i>Eutimeta leuca</i> . . . . .	611
VI. <i>Eutonina socialis</i> . . . . .	611
VII. <i>Laodice fijiana</i> . . . . .	612
VIII. <i>Mitrocoma annae</i> . . . . .	612
IX. <i>Euchilota maculata</i> . . . . .	612
X. XI, XII. <i>Obelia</i> , <i>Phialidium</i> , <i>Phialucium</i> sp. . . . .	612
XIII. <i>Octocanna funeraria</i> . . . . .	612

### Einleitung.

Über die Geschlechtsorgane der Medusen liegen noch sehr wenig Spezialuntersuchungen vor. Was wir bis jetzt darüber wissen, stammt aus Arbeiten, die sich mit der Organisation der Medusen im allgemeinen befassen. Und auch dann handelt es sich, was die Frage der Morphologie der Geschlechtsorgane anlangt, meist um Resultate, die aus dem Studium einiger weniger Formen gewonnen und dann für allgemeingültig gehalten wurden. Bei ihren klassischen Untersuchungen über die Organisation der Medusen im Jahre 1878 gelangen die Gebrüder HERTWIG in bezug auf die Entstehung und die Lage der Geschlechtszellen zu dem Resultat, daß diese bei allen Craspedoten im Ectoderm und bei Acraspeden im Entoderm entstehen. In neuerer Zeit hat sich die Frage etwas verschoben. Man nimmt an, daß die Keimzellen neutrales Material sind und daher sowohl im Ectoderm wie im Entoderm sich lagern und zu ihrer Differenzierung gelangen können (s. MAAS, 1907, p. 208). Die neuere Medusen-Literatur besteht hauptsächlich aus systematischen Arbeiten, in denen die Gonaden nur gelegentlich beschrieben wurden, und zwar sind hier in erster Linie die Bearbeitungen des großen Expeditionsmaterials der letzten Jahre zu erwähnen: BIGELOW, BROWNE, HARTLAUB, MAAS, VANHÖFFEN u. a.

Schon diese extensiven Bearbeitungen haben gezeigt, daß die Verschiedenheiten der Gonaden auch unter Craspedoten selbst größer sind, als bisher angenommen wurde, und daß es nötig ist, weitere mehr intensive Untersuchungen anzustellen. Es schien daher sehr angebracht, die Gonaden in einer begrenzten Gruppe, hier aber bei möglichst vielen Arten zu studieren. Ich habe die Untersuchungen auf Anregung von Herrn Prof. O. MAAS im Zoologischen Institut München im Jahre 1911 begonnen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. O. MAAS an dieser Stelle meinen innigsten Dank für seine Ratschläge und ständige Unterstützung zu sagen.

Zu besonderem Danke bin ich Herrn Geheimrat R. v. HERTWIG verpflichtet für das große meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse.

### Material und Technik.

Das Material wurde teils von mir selbst gesammelt, teils stammt es aus Expeditionsmaterial, das mir von Herrn Prof. O. MAAS gütigst zur Verfügung gestellt wurde. Außerdem habe ich von verschiedenen zoologischen Stationen und aus anderen Quellen Material erhalten.

Ich spreche allen Herren, die mir durch Überweisung oder sonstige Vermittlung desselben behilflich waren, meinen besten Dank aus, so Prof. C. HARTLAUB (Helgoland), Prof. S. SERNOFF (Sevastopol), Dr. GAST (Neapel), Dr. SPITSCHAKOFF (Villefranche), Herrn H. W. FRICKHINGER (Freiburg).

Über Fixierungs- und Färbungsverfahren möchte ich in meiner nächsten Arbeit ausführliche Angaben geben; hier sei nur kurz erwähnt, daß man für diese Zwecke die Formolfixierung möglichst vermeiden soll, da sie für die feineren histologischen Verhältnisse schlechte Resultate liefert und daher zu irrtümlichen Annahmen führen kann bei der Stützlamelle und für die Form der Eizelle. Es ist zu empfehlen, für das Material, welches gleichzeitig für systematische und histologische Zwecke dienen soll, die von HARTLAUB angegebene Methode (1907, Formol-Chromessigsäure) anzuwenden. Zu rein histologischen Zwecken sind natürlich FLEMMING'sche und HERMANN'sche Flüssigkeiten oder aber auch 2%iger Sublimat-Eisessig vorzuziehen. Die Stützlamelle färbt sich besonders gut mit MALLORY, Safranin-Lichtgrün. Die Objekte wurden durch Chloroform vorsichtig ins Paraffin übergeführt.

---

Da eine umfassende Bearbeitung möglichst vieler Arten mehrere Jahre in Anspruch nimmt und noch weiteres Material erfordert, dessen Beschaffung sehr von der Jahreszeit und sonstigen anderen Umständen abhängig ist, so werde ich die gewonnenen Resultate in einzelnen Abschnitten veröffentlichen. Die vorliegende Arbeit bringt zunächst die ausführliche Beschreibung der Befunde bei *Octorchis* und daran anschließend eine vorläufige Mitteilung über 12 andere Leptomedusen sowie endlich einige allgemeine Schlüsse, die sich aus Vergleichen des gesamten bisher untersuchten Materials ergeben.

### I. *Octorchis gegenbauri* HAECKEL.

Die Meduse gehört zu den Eucopiden und wird von mehreren Forschern verschieden benannt. Zweckmäßig scheint es mir daher, kurz auf die systematische Stellung unserer Meduse einzugehen.

Zuerst wurde sie von HAECKEL (1864) bei Nizza entdeckt und als *Octorchis gegenbauri* bezeichnet, während die von SCHULZE (1872) bei Helgoland gefundene *Tima* sp. später von HAECKEL (1879) als *Octorchandra germanica* beschrieben und abgebildet wurde (tab. 13 fig. 3). Im Jahre 1876 fand CLAUS im Adriatischen Meer *Liriopsis campanulata*, 5 Jahre später entdeckte er den Polypen *Campanopsis*, welchen er aus dem Ei der gleichen, aber diesmal als *Octorchis gegenbauri* bezeichneten Meduse aufzog. METSCHNIKOFF (1886) konnte durch seine Beobachtungen in der Folge CLAUS' Ergebnisse bestätigen. HAECKEL (1879) stellt in seinem „System der Medusen“ 3 Gattungen (*Octorchis*, *Octorchandra*, *Octorchidium*) mit 9 Arten auf, deren Hauptunterscheidungsmerkmal die Zahl der Tentakel ist. So gibt er für „*Octorchandra*“ 12—16, für „*Octorchis*“ 8 Tentakel an. HARTLAUB (1896) glaubt, daß es keinem Zweifel unterliege, daß die helgoländische Meduse in ihrer Tentakelzahl variiert, da es häufig große, völlig geschlechtsreife Exemplare gibt, die nur 8 Tentakel haben. Trotzdem bezeichnet er die Meduse als *Octorchandra germanica*. BROWNE (1896 u. 1905) findet zweimal an der britischen Küste, also wieder im Norden, unsere Meduse und bezeichnet sie wegen der Achtzahl ihrer Tentakel als *Octorchis gegenbauri*.

MAAS (1905) hat erkannt, daß es sich bei den 3 HAECKEL'schen Gattungen nur um ein und dieselbe Form handelt, die er gern zu der Gattung *Eutima* stellen möchte, während BIGELOW (1909) alle 3 unter dem Namen *Octorchis* zusammenfaßt. A. G. MAYER (1910) bezeichnet in seinem neuen System der Medusen unsere Meduse als *Eutima campanulata*. Auch er will die HAECKEL'schen Gattungen *Eutima*, *Eutimeta*, *Eutimalphes*, *Octorchis* in der einen Gattung *Eutima* vereinigen. Dies gründet sich auf eine Vermutung, welche schon früher MAAS (1905, s. auch BIGELOW, 1909) ausgesprochen hatte, daß vielleicht die räumlichen Unterschiede in der Lage der Gonaden bei einigen von diesen Medusen nur zeitlich sind.

Unter anderen hat MAYER (1910) die beiden von mir untersuchten Medusen, *Octorchis gegenbauri* und *Eutimium elephas* HAECKEL, in eine Gattung zusammengefaßt. Auf Grund meiner Beobachtungen über den Bau der Gonaden wird sich zeigen, daß zwar manche der HAECKEL'schen Gattungen und Arten zusammengezogen werden können, daß es aber fraglich ist, ob diese Annahme einer so weitgehenden Vereinigung aufrecht-erhalten werden kann.

Die Meduse, welche ich untersuchte, stammt aus Helgoland. Die Angabe HARTLAUB's, daß die Tentakelzahl der Meduse variiert, kann ich durchaus bestätigen. Die Zahl der Tentakel steht mit der Größe

und mit dem Reifezustand in keiner Beziehung, wie sich aus der folgenden Tabelle ohne weiteres ersieht.

Schirmbreite in mm	Zahl der Tentakel
3	4
5	11
10	8
10	12
10	21
11	10
12	13
13	20
14	16

Die mediterrane Meduse dagegen scheint stets, wenigstens bei reifen Exemplaren, nur 8 Tentakel zu besitzen, was aber die Möglichkeit nicht ausschließt, daß die Tentakelzahl späterhin größer wird. Jedenfalls scheint es mir nicht berechtigt, der Tentakelzahl wegen diese Meduse als eine neue Art anzusehen. Daher stimme ich mit MAAS (1905) und BIGELOW (1909) darin überein, daß *Octorchandra* und *Octorchis* eine Gattung sind, und nenne unsere Meduse *Octorchis gegenbauri*, wie sie HAECKEL zum erstenmal genannt hat.

Ich habe die Meduse Ende September in Helgoland in großen Mengen mit den verschiedensten Fixierungsmethoden behandelt, von denen die besten Resultate Sublimatessig (2 %) und HERMANN'sche Flüssigkeit lieferten.

Um jedes Mißverständnis zu vermeiden, möchte ich einige Bezeichnungen der verschiedenen Teile der Meduse erörtern.

*Octorchis* hat 8 Gonaden, 4 an der Unterseite des Schirms und 4 in der Mitte des Magenstiels, so daß auf jeden Radialkanal 2 Gonaden kommen. Die ersteren werde ich, der Kürze wegen, immer obere, die letzteren untere Gonaden nennen. In jeder Gonade unterscheide ich einen proximalen, einen mittleren und einen distalen Teil. Schließlich benenne ich, was die Querschnitte anbelangt, den Teil, mit dem die Gonade an der Gallerte angrenzt, als exumbrellaren, den gegenüberliegenden als subumbrellaren Teil und die seitlichen Teile als solche.

Ich bespreche zuerst die Untersuchungen der unteren und dann der oberen Gonaden.

## I. Teil. Die Lage der Eizellen.

### a) Die Gonade des Magenstiels.

Bei den jungen Medusen liegt die untere Gonade dicht neben dem Manubrium, bei der erwachsenen Meduse liegt sie ungefähr in der Mitte des Magenstiels. Doch hat dieses verschiedene Lagerungsverhältnis auf die innere Entwicklung wohl keinen Einfluß, worauf wir in einem späteren Abschnitt noch näher zu sprechen kommen werden.

### aa) Die Form der Gonade.

Wenn die Gonade neben dem Manubrium liegt, so kann von einer bestimmten Form der Gonade noch keine Rede sein. Sobald aber die Gonade beim Wachstum der Meduse soweit vom Manubrium entfernt liegt, daß ein Zwischenraum vorhanden ist, läßt sich schon eine typische Form erkennen. Die Gonade ist ein langgestrecktes wulstartiges Gebilde, welches an beiden Enden spitz zuläuft. Dies tritt besonders deutlich bei weit entwickelten Gonaden hervor. Auf einem Längsschnitt (Fig. 1) durch eine Gonade sehen wir, daß die größten Eizellen stets in der Mitte liegen, während nach dem Ende zu die Eier immer kleiner werden. Die bedeutenden Unterschiede zwischen den Entwicklungsstufen des mittleren Teiles einer Seite und dem distalen und proximalen Teile einer Gonade der anderen Seite sind noch besser aus dem Querschnitte zu ersehen. Fig. 2 zeigt einen Querschnitt durch den Magenstiel, an dem ich in einem Kanal die erste Spur einer differenzierten Eizelle wahrnehmen konnte. Diese Stelle ist als Anfang der Gonade zu betrachten. Wenn wir die Schnittserie durch die Gonade weiter verfolgen, sehen wir, daß die Zahl und die Größe der Eizellen immer zunimmt. Fig. 3 stellt einen Querschnitt durch die Stelle dar, wo ungefähr die größten Eier einer solchen Gonade liegen. Bei der Vergleichung der Kanäle der beiden Querschnitte, welche, wie auch der nächste, bei ein und derselben Vergrößerung gezeichnet wurden, tritt der Unterschied zwischen proximalen und mittleren Teilen der Gonade deutlich hervor. (In beiden Figuren ist das Ectoderm nur als Linie gezeichnet, entsprechend dem Bild bei 80facher Vergrößerung.) Auf den nächsten Schnitten sehen wir, wie die Gonade ziemlich gleich bleibt, später aber die Zahl und die Größe der Eizellen, parallel der immer größer werdenden Ausdehnung des Kanals, ab-



nimmt. In Fig. 4 haben wir die Stelle, wo ich die letzte Eizelle dieser Gonade gefunden habe.

Auf Grund dieser Querschnittbilder glaube ich, kann man eine richtige Vorstellung darüber gewinnen, was für eine Form die Gonade hat. Dies ist für Medusen von den verschiedensten Altern gültig, sobald, wie gesagt, die Gonade sich von dem Manubrium entfernt hat. Auch die größten der von mir untersuchten Medusen, welche zweifellos fast völlig ausgewachsen waren, haben an beiden Enden der unteren Gonade ganz junge Eizellen.

Die Gonade des Magenstiels nimmt bei normal entwickelten Medusen ungefähr ein Drittel des ganzen Magenstiels ein.

#### bb) Das Ectoderm.

Das äußere Blatt der Gonade ist stets sehr schwach entwickelt und außerordentlich leicht zu übersehen. Dort, wo die Gonade weit entwickelt ist, kann man das Ectoderm nur bei sehr starker Vergrößerung und dazu noch nur bei gut fixiertem Material feststellen. Dort aber, wo die Gonade noch sehr wenig entwickelt ist, tritt das Ectoderm deutlich hervor. In beiden Fällen fällt sofort ins Auge, daß an einer Stelle und namentlich in dem subumbrellaren Teil der Gonade das äußere Epithel etwas stärker als in den übrigen Teilen ist (Fig. 12, 18, 20).

In diesem Teil der Gonade findet man meistens Zellen von verschiedener Größe, unter diesen einige, die durch die Größe des Kernes und durch den stark gefärbten Nucleolus auffallen und als Keimzellen zu betrachten sind. Außerdem finden wir hier andere Zellen, welche schon vollständig differenziert sind.

Die Oogenese bei unserer Meduse habe ich cytologisch nicht untersucht, da es außerhalb des Zweckes dieser Arbeit liegt, und wenn ich trotzdem unten einige Abbildungen der Entwicklungsstadien gebe, so geschieht es nur, um damit zu zeigen, daß es sich hier zweifellos um die Eizellen handelt.

In Querschnitten durch eine junge oder durch das Ende der Gonade einer weit entwickelten Meduse findet man meistens viele Oogonien und junge Oocyten. So haben wir in Fig. 8 einen etwas schräg getroffenen Schnitt, wo gleichzeitig 8 Oocyten, welche sich vermutlich alle auf dem Bukettstadium befinden, getroffen sind. In Fig. 5 ist eine Spindel mit einem außerhalb der Teilungsfigur gelegenen chromatischen Körper abgebildet, von welchem ich zurzeit

nichts Bestimmtes mitzuteilen vermag, in Fig. 7 das Bild eines deutlichen Bukettstadiums.

In der Regel treten die Oocyten der Wachstumsperiode, sobald sie aus der Teilung hervorgegangen sind, in den Verband des Entoderms ein. Nicht selten findet man aber auch im Ectoderm solche Oocyten, welche hier bald zu wachsen beginnen und manchmal bedeutende Größe erreichen (Fig. 6). Einige gehen zugrunde, wie ich es mit Bestimmtheit feststellen konnte. Ob es einigen gelingt, hier die Reife zu erreichen, kann ich nicht sagen, da ich solche Bilder nicht gesehen habe.

Von Wichtigkeit für uns ist nun, daß sich in den Oocyten schon sehr frühzeitig, ich glaube, sobald sie aus der Teilung hervorgegangen sind, eine feine chromatische Granulation um den Kern zeigt (Fig. 6). Es unterliegt keinem Zweifel, daß die chromatischen Körperchen, welche diese Granulation bilden, außerhalb des Kernes dicht der Membran anliegen. Dieses typische Granulationsbild gibt uns die Möglichkeit, die Oocyte ohne jede Mühe und jeden Zweifel stets unter allen anderen Zellen, wie z. B. Nessel- oder Drüsenzellen, sofort zu erkennen.

Ich glaube, daß aus dem bisher Gesagten und den zugehörigen Bildern zur Genüge hervorgeht, daß die jüngsten als Eizellen erkennbaren Elemente im Ectoderm liegen.

Was mir außerdem sehr auffallend erscheint, ist, daß man in den meisten Fällen im Ectoderm jeweils nur ein einzelnes Entwicklungsstadium findet. Wenn sich z. B. auf einem Schnitt ein Bukettstadium findet, so kann man sicher sein, daß im Ectoderm der ganzen Meduse andere Stadien nicht zu beobachten sind. Man trifft entweder nur Spindeln oder Bukettstadien, wie es z. B. Fig. 8 darstellt, oder lauter Oocyten in der Wachstumsperiode.

Daher ist es zu verstehen, daß auch die „Wanderung“ der Eizellen durch die Stützlamelle niemals zu beobachten ist. Trotzdem ich viele hundert Präparate genau durchstudiert habe, blieben alle meine Bemühungen, ein einziges deutliches Bild einer aktiven Durchwanderung zu finden, vollständig erfolglos. Wenn überhaupt von einem Durchtritt gesprochen werden soll, verläuft dieser Vorgang sehr schnell, so daß in einem bestimmten Moment alle Zellen, welche das Ectoderm zu verlassen bereit sind, sich auf einmal jenseits der Stützlamelle finden.

Die jüngsten Oocyten, welche man im Ectoderm findet, sind stets entweder ringförmig oder von ovaler Gestalt, aber keineswegs

amöboid. Es scheint mir, daß die Oocyten schon hier eine Membran besitzen, wie die mit HERMANN'scher Flüssigkeit fixierten Tiere zeigen. Sie liegen meistens dicht neben der Stützlamelle, was auch mit den Beobachtungen mehrerer anderer Untersucher von Medusen und Hydroidpolypen übereinstimmt. Die jungen Eizellen findet man im Ectoderm einer normal entwickelten Meduse nicht gleichmäßig verteilt. Während das Entoderm der Gonaden gegen die Mitte zu immer mehr und mehr Eier enthält, ist im Ectoderm gerade das umgekehrte der Fall, nach den Enden hin nimmt die Anzahl der Eier immer zu. So findet man in der Mitte einer schon sehr weit entwickelten Gonade entweder überhaupt keine Zelle, welche man eventuell für eine Keimzelle halten könnte, oder es gelingt nur ausnahmsweise, sie im exumbrellaren Teil der Gonade nachzuweisen, und auch dann nur in verhältnismäßig so kleiner Zahl, daß diesem Umstand kaum eine weitere Bedeutung zugemessen werden darf. Außerdem ist das Ectoderm hier außerordentlich dünn, so daß man es mehr für eine Cuticula als für ein Epithel halten könnte, und daher kann man bei der Betrachtung solcher Präparate zu dem irr tümlichen Schluß veranlaßt werden, daß die Eier stets in der subepithelialen Schicht des Ectoderms liegen. Daraus läßt sich schließen, daß alle Keimzellen, welche früher in diesem Raum des Ectoderms sich vorfanden, in den Verband des Entoderms eingetreten sind und damit die Rolle des Ectoderms als einer Bildungsstätte beendigt ist.

#### cc) Das Entoderm.

Das innere Epithel der Gonade ist stets einschichtig; es besteht aus Cylinderzellen, die mit Geißeln versehen sind. Die Cylinderzellen sind verschieden hoch, entsprechend dem Teil der Gonade, in dem sie sich befinden, und dem Entwicklungszustande derselben.

Von Bedeutung für uns ist der Umstand, daß typischerweise die Entodermzellen viele Vacuolen enthalten, die oft in Form einer großen Vacuole in der einen Hälfte der Zelle beisammenliegen. So erhält man auf Schnitten Bilder, bei denen eine Hälfte des Entoderms, und zwar die nach der Stützlamelle zu, ganz hell, blasig, die andere Hälfte dagegen viel dunkler aussieht. Während in dem einen Teil der Entodermzelle nach dem Kanallumen zu das ganze Plasma um den Kern versammelt ist, ist der andere Teil der Zelle von einer Flüssigkeit erfüllt. Diese Flüssigkeit scheint mir eine be-

sonders wichtige Rolle für die Ernährung der Eizellen zu spielen, wovon später die Rede sein wird.

Sobald die Eizellen, wie oben gesagt, aus der ersten Teilung hervorgegangen sind, verlassen sie das Ectoderm, um sich an die andere Seite der Stützlamelle zu begeben. Jede Eizelle, welche man im Verband des Entoderms findet, hat die schon vorher erwähnte chromatische Granulation.

Bei dem Verhalten des Chromatins möchte ich etwas länger verweilen, um kurz die Frage nach der „chromatischen Ernährung“ der Eizellen zu streifen.

Bilder, aus denen eine solche Ernährung nach Ansicht der Verfasser zu schließen ist, haben bei Medusen TRINCI (1907) und SCHAXEL (1910) gegeben. Ersterer hat die chromatischen Körper als Chromidien, letzterer, der eine Emission des Chromatins aus dem Kern beobachtet haben will, als Kinetochromidien bezeichnet.

Ich habe diese Frage nicht genauer untersucht, aber eine direkte Durchwanderung aus dem Kern niemals auf meinen Präparaten gesehen und bezeichne daher diese Granulation um den Kern als chromatische Körnchen, ohne damit etwas über ihre Funktion aussagen zu wollen. Diese Körnchen, die auftreten, sobald die Oocyte in die Wachstumsperiode eingetreten ist, nehmen gleichzeitig mit dem Ei an Größe zu (Fig. 6, 24 u. 25). Sie erreichen dabei oft eine auffallende Größe (Fig. 23). Schließlich zerstäuben sie und liegen in Form ganz kleiner Körnchen im ganzen Protoplasma des Eies überall verteilt (Fig. 22), indes sie vorher, während ihres Wachstums, der Membran des Kernes eng anlagen. Dies spricht jedenfalls dafür, daß irgendwelche Beziehungen zum Kern bestehen.

Von besonderem Interesse ist eine Erscheinung, die meines Wissens bei Medusen noch nicht beschrieben wurde: die Körnchen besitzen stets einen hellen Hof, wie es Fig. 13 zeigt. Man wäre zuerst nach Analogie von Hydroiden veranlaßt anzunehmen, daß es sich in diesem Falle um Kerne von anderen Zellen handle, die das Ei selbst aufgefressen hat. Besonders hierzu verleitend sind die Fäden, welche den Hof durchziehen und die man für das Fadengerüst des Kernes einer Entodermzelle halten könnte. Daß das hier nicht der Fall ist, konnte ich schließlich an in HERMANN'scher Flüssigkeit fixiertem Material mit Bestimmtheit nachweisen. Das anscheinende achromatische Fadengerüst ist nichts anderes als ein Netz außerordentlich feiner Straßen des Protoplasmas des Eies. Was den hellen Hof um die chromatischen Körnchen betrifft, so liegt der

Gedanke nahe, daß das Chromatin irgendwelche Wirkung auf das Protoplasma ausübt.

Im Ectoderm ist der subumbrellare Teil der Gonade, wie wir gesehen haben, immer mehr entwickelt und enthält meistens junge Eizellen. Dementsprechend finden wir im Entoderm die jungen Eizellen vorwiegend in dem subumbrellaren Teil und nur hier und da auch im exumbrellaren Teil der Gonade (Fig. 12). Etwas weiter entwickelte Eier liegen zu beiden Seiten der jüngsten Oocyte, d. h. in der Richtung des seitlichen Teiles der Gonade. So kommt es, daß, je größer das Ei ist, es um so weiter von der jüngsten Oocyte entfernt ist. Schließlich bekommen wir ein Bild, welches die Fig. 12 sehr gut zeigt.

Es fragt sich nun, wodurch diese merkwürdige Gruppierung der Eizellen, welche regelmäßig auf jedem Schnitt mehr oder weniger deutlich hervortritt, verursacht wird.

Es wurde bei Cölenteraten von verschiedenen Autoren von einer aktiven Wanderung der Eizellen auf ein bestimmtes Ziel hin gesprochen. So hätte man auch hier den Eizellen „Bewegungsinstinkt“ zuschreiben und diesen Vorgang so erklären können, daß die Eizellen, nachdem sie im subumbrellaren Teil die Stützlamele passiert haben, aktiv zum seitlichen Teil der Gonade wandern. Aber so etwas auf Grund der Schnitte nachzuweisen, halte ich für vollständig ausgeschlossen. Es läßt sich aber eine andere Erklärung finden, nämlich, daß die Gruppierung der Eizellen durch die Entwicklung des Kanals selbst verursacht wird.

Wie kommt es nun, daß irgendwelche Veränderung in der Größe oder der Gestalt des Kanals einen Einfluß auf die Eizellen hat? Wenn wir die Eier als frei im Entoderm liegend betrachten oder, wie mehrmals bei Cölenteraten beschrieben wurde, als bewegungsfähige, amöbenartige Körper uns vorstellen, so wird uns kaum klar, wie die Ausbreitung des Kanals die Eizellen zu einer Verschiebung zwingt. Nun hat sich aber herausgestellt, daß die Eizellen bei *Octorchis* weder frei im Entoderm liegen noch amöbenartig, bewegungsfähig sind, und zweitens hat sich gezeigt, daß wir die Ursache der Verschiebung der Eizellen nur in dem Verhalten der Eier zu der Stützlamele suchen müssen.

Die jungen Eizellen liegen stets dicht an der Stützlamele. Die Stelle, mit welcher sie die Lamele berühren, ist meistens platt gedrückt, und bei gut fixiertem Material kann man niemals — ab-

gesehen von pathologischen Fällen — einen Abstand zwischen der Eizelle und der Stützlamelle beobachten.

Nicht selten findet man Bilder, welche für das Verhalten der Eizellen zu der Stützlamelle sehr charakteristisch sind. So nehmen z. B. die Eizellen, wenn sie in ihrer normalen Entwicklung von Nachbarn gestört werden, manchmal die merkwürdigsten Formen an und bleiben trotzdem mit der Stützlamelle in Verbindung. Einen schönen Beleg liefert uns z. B. Fig. 11. Eine Eizelle, welche von beiden Seiten von 2 jüngeren Eizellen gedrückt wird, ist gezwungen, in die Höhe zu wachsen und bleibt nur durch einen Stiel mit der Stützlamelle in Berührung. Auffallend scheint es, daß gerade bei diesen noch sehr jungen Eizellen, um welche doch noch sehr viel Platz frei ist, solch eine abnorme Zellgestalt auftritt. Es fragt sich, warum das Ei sich nicht dahin begeben hat, wo es für seine Entwicklung mehr freien Platz finden konnte, oder warum die jungen Eizellen sich nicht seitlich von der größeren Eizelle verschoben haben. Wir sind an den Gedanken, daß die Eizellen der Cölenteraten frei im Epithel liegen oder sogar den Ort zu wechseln fähig sind, so gewöhnt, daß wir diese Frage aufstellen. Nehmen wir aber an, sie seien unbeweglich, so sind wir der Beantwortung überhoben.

Das eben geschilderte Bild beantwortet diese Frage unzweifelhaft dahin, daß eben diese Eizellen nicht frei im Entoderm liegen, sondern zu der Stützlamelle in irgendwelcher Beziehung stehen. Ich glaube, daß folgende drei Tatsachen, 1. daß die Eizellen stets dicht an der Stützlamelle liegen, 2. daß die Eizellen mit plattgedrückter Fläche die Lamelle berühren und 3. daß die Eier auf dieser Entwicklungsstufe nicht aktiv den Ort wechseln können, zur Genüge zeigen, daß die Eizellen, sobald sie in den Verband des Entoderms eingetreten sind, von der Stützlamelle unzertrennbar bleiben.

Bei weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Eiern kann man an der Berührungsstelle mit der Stützlamelle an dieser deutlich kleine Fortsätze erkennen, welche das Ei umfassen. Je größer die Eizelle, desto größer sind die Fortsätze der Stützlamelle. In Fig. 19 sehen wir eine solche Eizelle, welche beinahe halb in die Stützlamelle geraten ist. Schließlich, wenn die Eizellen so groß sind, daß sie normalerweise in dem seitlichen Teil der Gonade liegen, so befinden sie sich schon vollständig innerhalb der Stützlamelle (Fig. 14, 17). Solch ein Bild zeigt sehr schön Fig. 17, welche ein kleines Stück eines Längsschnittes darstellt; wir sehen da, wie die

Eizellen in der Stützlamelle eingebettet liegen und eine langgestreckte Form annehmen. Andere Bilder dagegen, wie z. B. Fig. 14 u. 15, liefern einen Beweis, wie sich die Eizellen verhalten, wenn sie sich ungestört von anderen Zellen entwickeln können. Diese und viele andere Präparate (Fig. 3, 12, 14, 15, 19 u. a.) zeigen, wie die Eizellen stets die Stützlamelle mit möglichst breiter Fläche zu berühren streben und im Verlauf der weiteren Entwicklung sich von dieser umhüllen lassen.

Es fragt sich nun, wie diese Umhüllung vor sich geht; wird das zur Umhüllung verwendete Material von der Stützlamelle selbst oder von dem Entoderm geliefert? Am einfachsten wäre eigentlich die Annahme, daß die Eizellen direkt in die Stützlamelle hineinwandern, dann aber nicht ganz durchpassieren, sondern von ihr umwachsen werden. Aber trotz aller Mühe gelang es mir nicht, einen genauen Nachweis für diese Annahme zu finden. Außerdem müßten wir, wäre dies wirklich der Fall, erwarten, daß die Eizellen, besonders noch ganz junge, sich in der Stützlamelle bewegen können, was, wie aus Fig. 11 z. B. hervorgeht, keineswegs zutrifft. Möglich scheint es noch, daß das Ei auf das Entoderm einen Reiz ausübt, so daß letzteres neue Stützlamelle bildet. Ich sage „neue Stützlamelle“, da ich betonen will, daß es kein anderes Material, wie es Manche sich wohl denken mögen, ist. Es ist eben von großer Bedeutung, daß die Umhüllung des Eies nichts anderes ist als die Stützlamelle selbst. Bei allen verwendeten Fixierungs- und Färbungsmethoden hat sich gezeigt, daß die Umhüllung und die Stützlamelle aus ein und derselben Substanz bestehen.

Eine Tatsache beweist noch deutlicher die Unzertrennbarkeit der Eizelle von der Stützlamelle. Man findet nämlich ab und zu Eizellen, welche frei, also nicht an der Stützlamelle, liegen. Es handelt sich dann entweder um Eier, deren Stiel durch einen anderen Schnitt getroffen ist, die also nur scheinbar frei sind, oder wir haben eine abortive Zelle vor uns. Diejenigen Eizellen, welche man mehr oder weniger weit von der Stützlamelle entfernt im Entoderm findet, sind dem Zerfall preisgegeben. Nachdem sie zunächst eine Zeitlang unverändert bleiben, werden sie schließlich, zugleich mit anderen unbrauchbaren Partikeln, ausgestoßen (Fig. 21). So findet man im ganzen Raum des Kanals und im Magen manchmal vereinzelt, manchmal in großer Zahl solche Zellen, welche bald zugrunde gehen. Es sei hier darauf hingewiesen, daß eine Untersuchung am Totalpräparat bei Medusen, welche gerade viele abortive Zellen haben, zu einer Täuschung führen kann; dann würde man

leicht annehmen, daß die normalen Eizellen von einer Gonade zur anderen wandern, oder daß die reifen Eier durch den Magen entleert werden, was beides irrig ist.

Es schien mir von Interesse, näher zu untersuchen, ob die Degeneration der Eizellen vor oder nach der Ablösung von der Stützlamelle vor sich geht oder ob sie ganz unabhängig davon stattfindet. Nun konnte ich keine einzige Eizelle, die im Begriff stand zu degenerieren, in Berührung mit der Stützlamelle finden. Daher glaube ich, mit Recht daraus den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Eizelle zugrunde geht, nachdem sie die Stützlamelle durch irgendwelche Bedingungen verlassen hat und im Entoderm keinen Anhaltspunkt finden konnte. Mit anderen Worten: die Eizelle kann sich nur am Leben erhalten in der Stützlamelle oder in Berührung damit.

Nun scheinen aber einige Befunde anderer Autoren meinen Resultaten zu widersprechen. Es wurde mehrmals bei Cölenteraten beschrieben, daß die Eier amöbenartige Fortsätze zeigen und daher vermutlich zum Wandern fähig seien, ferner, daß sie sich durch Pseudozellen, Nährzellen, ernähren, in anderen Fällen, daß sie ein Syncytium bilden und dann verschmelzen. Dies alles ist im vorliegenden Fall undenkbar, wenn die Eizellen, wie es sich bei *Octorechis* erwiesen hat, in der Stützlamelle liegen. Ich habe mich eigens bemüht, hier auch der anderen Ansicht nachzugehen, bin aber immer wieder zu dem Resultat gekommen, daß die Eizellen unserer Meduse weder amöboid sind noch durch Pseudo- oder Nährzellen sich ernähren. Ich will hier einige Präparate vorführen, welche eventuell zu einer irrtümlichen Annahme führen könnten. So fand ich auf einem Längsschnitt von  $5\mu$  ein Bild (Fig. 24), welches man leicht als ein Syncytium hätte annehmen können. Es gelang mir aber schließlich doch, auf Schnitten von  $2-3\mu$  Dicke, mich zu überzeugen, daß jede Eizelle eine sehr feine, kaum sichtbare Membran besitzt. Abgesehen davon kann hier aus folgenden Gründen von einem Syncytium nicht die Rede sein. Die Eizellen liegen niemals in mehreren Schichten, sondern bilden stets nur eine Reihe, wie es jeder beliebige wirkliche Querschnitt (Fig. 3, 8, 12, 20 u. a.) lehrt. Wenn wir auf einem Längsschnitt eine mehrschichtige Lage der Eizellen gefunden haben, so erklärt sich daraus, daß es in Wirklichkeit schräg getroffen, nur ein Flächenschnitt ist.

Einmal allerdings habe ich eine große Eizelle mit 2 großen Kernen gesehen und halte es nicht für ausgeschlossen, daß es sich



hier um eine Verschmelzung handelt. Da ich dies aber unter vielen Tausenden von mir untersuchten Schnitten nur ein einziges Mal fand, so glaube ich darauf keinen besonderen Wert legen zu müssen.

Bei Besprechung der chromatischen Granulation habe ich schon erwähnt, daß der Hof um diese Körnchen mit ihren feinen Plasmastraßen eine Täuschung hervorrufen kann. Außer diesen täuschenden Bildern konnte ich, trotz aller Mühe, keine Spur von einer direkten Ernährungsaufnahme beobachten. Wie die Ernährung bei *Octorchis* stattfindet, läßt sich auf Grund der Präparate nicht feststellen. Es scheint mir nur der Gedanke naheliegend, daß die Eizellen von der Flüssigkeit, welche die Entodermzellen enthalten, ernährt werden. Die Entodermzellen im Gebiet der Gonade sind sonst sehr hoch und, wie ich schon sagte, zur guten Hälfte, vielleicht sogar noch mehr, von einer Flüssigkeit erfüllt. Dort wo Eizellen von verschiedener Größe vorhanden sind, gibt es auch verschiedene hohe Entodermzellen. Dort wo große Eier liegen, sind die Entodermzellen klein, sind umgekehrt die Eier klein, dann finden wir große Entodermzellen (Fig. 12, 17, 18), und zwar besteht die Veränderung, welche die Entodermzellen beim Wachstum der Eier erlitten haben, lediglich darin, daß sie nicht mehr so viel Flüssigkeit wie vorher besitzen. Da nun gerade dort mehr Flüssigkeit verloren gegangen ist, wo die Eier größer sind, so folgt daraus, daß diese Flüssigkeit zu nichts anderem als für die Eizellen verwendet wurde. Übrigens werde ich noch Gelegenheit haben auf die Frage zurückzukommen und will mich daher vorläufig mit diesen Bemerkungen begnügen.

Zum Schluß möchte ich noch erwähnen, daß es bei histologisch ungenügender Fixierung, besonders bei solcher mit Formol, den Eindruck erweckt, als ob die Eizellen amöbenartige Fortsätze bildeten. Stellt man aber seine Untersuchungen an einem z. B. mit FLEMMING's Lösung fixiertem Präparat an, so wird der Unterschied sofort klar.

Bei *Octorchis* sind die Eizellen stets mit einer Membran versehen, bilden niemals Fortsätze und zeigen überhaupt keine Spur von einer aktiven Bewegung der Eizelle.

Die Eizellen gelangen dann durch Zerreißen des Ectoderms ins Wasser und haben eine gallertige Hülle, welche von der Stützlamelle stammt.

#### dd) Literatur.

Interessant sind die Beobachtungen von METSCHNIKOFF (1886). Er gibt an, daß das abgelegte Ei 0,14 mm groß ist und daß unsere Meduse

die Eier um 8 Uhr abends legt. Dabei bemerkt er, daß „die Eier nicht zu jeder beliebigen Zeit, sondern in einer für jede Art bestimmten Reihe von Stunden abgelegt werden“ (p. 24). Es ist sehr leicht möglich, daß dies mit der Eibildung, die, wie wir gesehen haben, schubweise erfolgt, im Zusammenhange steht. Ein einziges Mal habe ich eine Eizelle gesehen, die im Begriffe stand die Gonade zu verlassen (Fig. 29). Die Größe dieses Eies ließ sich wegen dessen Form nur ungefähr bestimmen und beträgt sicher nicht mehr als 0,12—0,13 mm. Der Kern hat eine unregelmäßige Kontur, und der Nucleolus scheint im Begriff zu sein zu zerfallen, da wir auf dem nächsten Schnitt (Fig. 30) schon Körnchen finden, welche wahrscheinlich vom Nucleolus stammen. Andere Eizellen derselben Meduse von 0,13 mm Größe haben ebenfalls solche Kerne mit einem großen und vielen kleineren Nucleoli (Fig. 31). Bei anderen Medusen beobachtete ich dagegen Eizellen von derselben Größe, die vollständig normale Kerne hatten, außer den Nucleoli, welche meistens die merkwürdigsten Formen annehmen, wie die Figg. 26—28 zeigen. Ob die Kerne dieser Meduse geschrumpft oder ob die Eizellen frühzeitig durch irgendwelche Umstände reif geworden sind, läßt sich so ohne weiteres nicht sagen.

Histologisch wurde unsere Meduse nur von den Gebrüdern HERTWIG (1878) untersucht. Leider haben diese Forscher nur ein einziges Exemplar, das überdies noch der Reife nahestand, zur Verfügung gehabt; sie sind zu folgendem Resultate gekommen: „Weder nach dem Entoderm-, noch nach dem Ectodermepithel zu scheinen die Eier durch eine Stützlamelle abgegrenzt zu sein, so dass an einem derartigen Präparat ihre Zugehörigkeit zu einer der beiden Epithelschichten nicht bestimmbar ist. Wenn auf einem Schnitte 2 nebeneinander liegende Eier herausfallen, so wird eine dünne Haut sichtbar, welche zwischen ihnen eine Scheidewand bildet und sich mit dem inneren und äusseren Epithel in Verbindung setzt“ (p. 26).

Der erstere Befund, daß die Eizellen weder nach dem Entoderm noch nach dem Ectoderm durch die Stützlamelle abgegrenzt sind, erklärt sich wohl dadurch, daß die untersuchten Präparate mit Osmiumsäure behandelt wurden. Bei dieser Fixierungsmethode zieht sich die Stützlamelle so zusammen, daß sie nur mit großer Mühe bei stärkerer Vergrößerung zu finden ist. Dabei liegt sie so an der Eizelle, daß man sie für die Membran des Eies halten kann. Außerdem war damals die Eisenhämatoxylin-Färbungsmethode, welche, wie es scheint, noch ziemlich gut die Stützlamelle von Osmiumpräparaten zu färben imstande ist, noch unbekannt. Der letztzitierte Satz aber stimmt jedenfalls mit meinen Befunden überein. Die Haut, welche die Forscher als Scheidewand zwischen den Eizellen bezeichnet haben, kann nichts anderes als eine Stützlamelle sein.

#### b) Die Gonade der Subumbrella.

In den eigentlichen Prozessen der Eibildung wie der ersten Entstehung gleicht die Gonade der Subumbrella vollkommen der des

Magenstiels. Nur soll kurz auf die äußere Form und den Bau eingegangen werden, da sich hier in einigen Punkten die Gonaden etwas voneinander unterscheiden.

Wir müssen annehmen, wenn wir eine junge Meduse, welche eine lange, an den beiden Enden allmählich zugespitzte Form hat — was besonders gut bei Männchen ausgeprägt ist —, beobachten, daß die Mitte, also die dickere und bestentwickelte Stelle der Gonade die ist, an welcher die Entwicklung der Eizellen zuerst begonnen hat. Hätten wir eine derartige der Länge nach ausgestreckte spindelförmige Gestalt bei Gonaden nur ab und zu beobachtet, so wäre es als Zufall zu betrachten. Aber diese Erscheinung wiederholt sich stets, wie es meine Total- und Schnittpräparate zur Genüge zeigen.

Bei der jüngsten Meduse, welche ich in toto untersucht habe, war die Gonade beinahe in der ganzen Länge des Radialkanals der Subumbrella entwickelt, die Eizellen waren noch sehr klein, und sie lagen nicht dicht nebeneinander, sondern vereinzelt, voneinander etwas entfernt. Nur ungefähr in der Mitte war die Gonade etwas entwickelt, die Eizellen größer und häufiger. Bei höher entwickelten Gonaden tritt der Unterschied zwischen den Entwicklungsstufen des mittleren Teils einerseits und denen des proximalen und distalen andererseits noch deutlicher hervor, indem die Gonade die vorher geschilderte spindelförmige Gestalt zeigt. Bei sehr weit entwickelten Medusen ist die Gonade zum größten Teil gleichstark, nur gerade die beiden Enden noch wenig entwickelt.

Die obere Gonade unserer Meduse ist, trotzdem sie viel später hervortritt (siehe unten), 2-, ja manchmal 3mal so lang wie die untere Gonade. Wenn wir die Querschnitte der beiden Gonaden vergleichen, so finden wir, daß die Eizellen der unteren Gonade stets in ihrer Entwicklung viel weiter und daher auch viel größer sind als die der oberen Gonade. Daraus folgt, daß die untere Gonade früher ihre Entwicklung begonnen hat und daß die obere Gonade viel mehr Urgeschlechtszellen enthält.

In der oberen Gonade tritt die typische Anordnung der Geschlechtszellen, wie wir es bei der unteren Gonade gesehen haben (Fig. 12), nicht so deutlich hervor.

Die obere Gonade kann bei der Fixierung leicht abfallen, was ich mehrmals beobachten konnte. Dieser Umstand kann zu der Annahme verleiten, die Meduse besitze manchmal nicht alle vier oberen Gonaden.

## II. Teil. Die Entstehung der Eizellen.

### a) Vorbemerkung.

Wir haben gesehen, daß die Eizellen sich im Ectoderm differenzieren und dicht an der Stützlamele sitzen, daß sie später in den Verband des Entoderms treten, wo sie ebenfalls an der Stützlamele fest sitzen bleiben, so daß von einer eigentlichen Wanderung nicht die Rede sein kann. Die Eizellen gehen eben lediglich von einer Seite der Stützlamele auf die andere über. Schließlich werden die Eizellen ganz in die Stützlamele eingebettet, in der sie bis zu ihrer Reife bleiben, um nachher passiv frei zu werden. Dabei besitzen die Eier stets eine Membran und zeigen niemals einen amöboiden Zustand. Diese Befunde lieferten uns einen Beweis dafür, daß die Eizellen bei *Octorchis* ein aktives Wanderungsvermögen nicht besitzen.

WEISMANN (1883), welcher annahm, daß die Campanulario-Leptomedusen sich phylogenetisch von den Tubulario-Anthomedusen herleiten lassen, erklärt die Lage der Gonaden bei Campanulariden an der Subumbrella für eine sekundäre und von der bei den Anthomedusen vorherrschenden Lage im Manubrium durch phyletische Verschiebung herzuleiten. So erstrecken sich die Gonaden bei *Tima* vom Manubrium bis zum Schirmrand. „Bei *Octorchis* ist ein Theil dieser vier langen Gonadenbänder ausgefallen, so dass auf diese Weise 8 Gonaden entstanden sind.“ Schließlich haben sich bei anderen Medusen die Gonaden ganz auf die Radialkanäle zurückgezogen.

Um diese hypothetische Äußerung WEISMANN'S zu bestätigen, versuchte HARTLAUB nachzuweisen, daß die Keimstätte bei *Obelia* sich stets im Manubrium befinde, so daß die Eier von Manubrium in das Ovar hineinwandern müßten.

Wie schon CLAUS und HARTLAUB berichten, liegen bei ganz jungen Exemplaren von *Octorchis* die unteren Gonaden dicht dem Manubrium an. Erst später bei weiterer Entwicklung der Meduse entfernt sich die Gonade vom Manubrium. Es ließe sich daher vermuten, daß auch bei *Octorchis* die unteren Gonaden vom Manubrium aus ihren Anfang nehmen. Wäre dies richtig, so läge weiter die Frage nahe: wird auch die obere Gonade von den wandernden Eizellen gebildet? Da aber nach unseren Befunden von einer Wanderung der Eizellen keine Rede sein kann, so schien

es mir von Interesse, zu untersuchen, ob die Eizellen wirklich aus dem Manubrium stammen und wie sie dann ihre Reifungsstätte erreichen.

b) Zeitliche und morphol. Unterschiede in der Entwicklung der Meduse.

Ich möchte, bevor ich zur Beantwortung dieser Frage übergehe, zwei kleine morphologische Erörterungen vorausschicken, in denen ich erstens über die auffallende Verschiedenheit im Fortschreiten der Gonaden einerseits, der Tentakel, sowie der Größe andererseits bei der von mir in so zahlreichen Exemplaren untersuchten Meduse einiges sagen möchte, da mir dies für die Erklärung der komplizierten Vorgänge in der Entwicklung der Meduse wichtig erscheint, zweitens aber auch auf die Bildung des Magenstiels etwas eingehen will, die auch ein besonderes Licht auf die der Gonaden wirft.

---

CLAUS beobachtete zuerst ganz junge Exemplare der *Octorchis*, welche aus der Adria stammten. Bei 1, 2, 3 mm großen Medusen fand er keine Spur von Gonaden. Bei einer Meduse von  $3\frac{1}{2}$ —4 mm Schirmbreite „zeigt der terminale Abschnitt des Magenrohres schon die Anlagen zu den vier Gonaden, welche somit weit früher als die vier Gonaden der Subumbrellawand auftreten und in etwas späteren viertentakligen Stadien schon reife Eier enthalten können, wenn die vier letzteren Gonaden noch kaum als Anlagen bemerkbar sind“ (1881, p. 99). Die ersten Spuren der subumbrellaren Gonaden konnte er erst bei Medusen von ca. 7—8 mm im Durchmesser wahrnehmen. HARTLAUB (1897, p. 195) konnte ebenfalls die erste Anlage der Gonaden bei helgoländischen Medusen am distalen Ende des Magenstiels beobachten. Die Gonade der Subumbrella erscheint nach HARTLAUB — im Gegensatz zu den Befunden von CLAUS — bereits früh, aber doch etwas später als die Gonaden des Magenstiels, auf den „octonemalen Stadien“.

Ich habe Medusen von nur ca. 4 mm Schirmbreite beobachtet, welche an beiden Stellen schon so weitentwickelte Gonaden hatten, daß man sie mit bloßen Augen sehr gut sehen konnte. Diese Medusen haben allerdings schon 8 Tentakel gehabt, während nach CLAUS die Medusen aus der Adria erst bei ca. 7—8 mm Durchmesser die Stentaklige Form annehmen. Es scheint, als ob bei beiden

Medusen an beiden Stellen nachweisbare Gonaden nur auf dem 8tentakligen Stadium sich bilden.

HAECKEL fand bei Corsica eine nur 3 mm große Meduse mit 4 Tentakeln und 8 reifen Gonaden, welche er als *Octorchidium* bezeichnet. „Die unreifen Larven von *Octorchis* und *Octorchandra* — sagt HAECKEL — bleiben einige Zeit auf derselben Formstufe stehen, welche *Octorchidium* zeitlebens beibehält. Aber auch jene Larven werden in dieser Form bisweilen geschlechtsreif“ (1879. p. 196). Wir sehen also, daß auch die mediterrane Meduse schon bei 3 mm Schirmbreite und sogar im 4tentakligen Stadium an beiden Stellen Gonaden haben kann.

Die Entwicklung der beiden Medusen unterscheidet sich nicht nur dadurch, daß unsere nordische verhältnismäßig früher und die andere, mediterrane viel später die Geschlechtsprodukte erzeugt sondern auch dadurch, daß bei „*Octorchis*“ die obere Gonade viel später als die untere entsteht, während sie bei „*Octorchandra*“ zeitlich gleich nachfolgt. Aber nicht nur die an anderem Aufenthaltsort oder zu anderer Jahreszeit gefundenen Medusen zeigen derartig starke zeitliche Verschiedenheiten in der Erzeugung der Gonaden, sondern auch die Medusen, welche im Laufe ganz kurzer Zeit gesammelt werden, zeigen bedeutende Variationen in ihrer ganzen Entwicklung.

Ich beobachtete mehrmals, daß die ganz großen Medusen verhältnismäßig schwach, die viel kleineren hingegen entschieden stärker entwickelte Gonaden besaßen. Auch die Zahl der Tentakel steht in keiner Beziehung zu der Entwicklung der Gonade. In der eingangs gegebenen Tabelle sehen wir z. B. eine Meduse von 5 mm Schirmbreite mit 11 Tentakeln, die andere bei 11 mm Schirmbreite mit 10 Tentakeln. Die Gonaden sind dagegen bei den letzteren 2mal so groß wie bei der ersteren.

Auch die Zeit der Entstehung und der Entwicklung der unteren und oberen Gonaden variiert. Nach CLAUS und HARTLAUB (1897) soll zuerst die untere Gonade bemerkbar sein und erst später die obere, was ich für die meisten Fälle bestätigen kann. Aber es gibt auch Fälle, in denen der Prozeß gerade umgekehrt verläuft.

Während HAECKEL z. B. eine *Octorchis* beobachtete, welche ca. 9 mm im Durchmesser und einen 11 mm langen Magenstiel hatte, fand ich ein Exemplar von ca. 7 mm Schirmbreite, welches einen nur ca. 2—3 mm langen Magenstiel besaß.<sup>1)</sup> Dementsprechend waren

1) Der Magenstiel kann sich zweifellos etwas zusammenziehen, so daß man bei ihm immer nur von einer relativen Länge sprechen kann.

auch die oberen, ca. 3 mm langen Gonaden, sehr stark entwickelt. während ich von den unteren Gonaden bei 80facher Vergrößerung keine Spur entdecken konnte. Ähnliche Fälle konnte ich öfters beobachten.

Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß die Gonaden der Meduse sich nicht in allen Radien gleichstark entwickeln. So findet man auf den Querschnittsbildern durch den Magenstiel 3 stark- und 1 ganz wenig entwickelte Gonade.

CLAUS berichtet, daß „die Entwicklung von *Octorchis* in die Monate Mai, Juni und Juli fällt, zu welcher Zeit man Larven verschiedenen Alters antrifft“; indessen hat er „auch während des Winters sowohl ganz junge, eben vom Ammenstock gelöste Glöckchen als Larven verschiedenen Alters beobachtet“. GRAEFFE (1884) bestätigt dies und hält es für sehr wahrscheinlich, daß die *Campanopsis*-Polypen 2 Perioden der Medusenknospen haben oder daß die in größerer Tiefe lebenden Polypen eine andere Zeit der Knospung einhalten.

Ich kann in dieser Hinsicht hinzufügen, daß ich sogar in einem aus ein und demselben Fang stammenden Material ganz kleine Medusen (von 1, 2 mm Schirmbreite) wie auch solche von vollständiger Reife (Schirmbreite ca. 17—20 mm) gefunden habe.

Während die adriatische *Octorchis* im Frühjahr und Winter beobachtet wird, erscheint die helgoländische, wie man auf Grund der Beobachtungen von HARTLAUB (1897) bestimmt sagen kann, nur im Herbst, und zwar meist im September.

Unsere Meduse kann sich also in verschiedenen Gewässern, vielleicht auch in verschiedener Tiefe, zu verschiedensten Zeiten und daher auch in verschiedensten Temperaturen entwickeln. Mit Recht sagt daher CLAUS betreffs der Unterschiede zwischen helgoländischen und adriatischen Medusen, daß die erstere „unter anderen Lebensbedingungen an einem anderen Aufenthaltsorte an Scheibenumfang zunehmen und hiermit im Zusammenhange eine größere Tentakelzahl gewinnen könnte“ (CLAUS 1881, p. 102). Um so mehr müssen die verschiedenen Lebensbedingungen, hauptsächlich aber Temperatur und Ernährung, die Entstehung und die Entwicklung der Eizelle beeinflussen.

#### c) Die Bildung des gallertigen Magenstiels.

Bei der soeben frei gewordenen Meduse von einem Durchmesser von nahezu 1 mm fand CLAUS, daß das Manubrium eine zylindrische,

am Ursprung 4seitige Gestalt hatte und daß „die Gallertlage der Umbrella an dem Magendeckel noch keine die Anlage des Magenstiels andeutende Vorwölbung zeigt“ (1881, p. 95). Erst bei einer älteren Larve von ca.  $2\frac{1}{2}$  mm Schirmbreite beobachtete er „einen ganz kurzen, im Entstehen begriffenen Magenstiel“ (p. 98). Während des weiteren Wachstums der Meduse nimmt der Magenstiel an Länge zu, und dadurch wird das Manubrium allmählich immer weiter nach unten verschoben. Leider gibt der Forscher nichts Näheres an, und aus seinen Zeichnungen läßt sich auch sehr wenig schließen, was die Entwicklung des Magenstiels anbelangt. Die Zeichnung von dieser Larve zeigt, daß die Radialkanäle so in die 4 Ecken des becherförmigen Magens münden, daß sie mit der breiten Fläche des letzteren einen rechten Winkel bildeten. Das Bild einer noch weiter entwickelten Meduse (3 mm) ist in dieser Hinsicht schon bestimmter, indem es zeigt, daß das Manubrium an seiner Basis kleine kegelförmige Fortsätze bildet. HARTLAUB (1909) untersuchte ein ca. 15 mm großes Exemplar, welches sehr ähnlich dem unserer Meduse ist und welches er als *Octorchandra orientalis* bezeichnet. Unter anderem gibt er an, daß „die Radialkanäle unterhalb der Gonaden des Magenstiels beträchtlich verdickt sind und oralwärts sich erweitern. Der übrige Teil der Radialkanäle ist sehr schmal“ (p. 457). Dies kann ich durchaus für unsere Meduse bestätigen. Der oralwärts sich erweiternde Magenstiel ist besonders auffallend, wenn er etwas zusammengezogen ist. Wenn die Gonaden in der Mitte des Magenstiels liegen, so zeigen die beiden Teile des Magenstiels eine kegelförmige Gestalt, was besonders für den distalen Teil in einer Querschnittsserie gut zu sehen ist. Noch besser kann man an jungen Exemplaren, bei welchen noch keine Gonaden ausgebildet sind, sich überzeugen, wie die Radialkanäle ihrer ganzen Länge nach allmählich an Breite zunehmen. Auf Querschnitten durch das proximale Ende des Magenstiels sieht man, daß die Radialkanäle sehr eng sind, so daß ihr Ectoderm und Entoderm sogar bei starker Vergrößerung schwer zu unterscheiden ist. Der Gallertstiel ist dagegen sehr dick und daher die 4 Kanäle weit voneinander entfernt. Mit jedem Schnitt weiter merkt man, daß die Kanäle allmählich weiter werden, der Gallertstiel dagegen kleiner (man vgl. z. B. die Figg. 36 u. 37). Am distalen Ende erreichen die Kanäle ihre maximale Größe und sind nur durch ganz kurze Strecken voneinander getrennt (Fig. 32 u. 33, 37 u. 38). Der Übergang des Magenstiels in das Manubrium ist nur daran zu erkennen, daß man keinen Gallertstiel mehr findet;



sonst sind die 4 Kanäle beinahe von derselben Größe und bilden genau dieselbe kreuzförmige Figur wie vorher. Nach dem Mund zu werden die 4 Zipfel allmählich kleiner, das Kanallumen dagegen immer größer, so daß schließlich die Falten vollständig verschwinden.

Das Entoderm an der Basis des Manubriums und am distalen Ende des Magenstiels ist mehrschichtig und befindet sich zumeist in einem regen Wachstum, was viele Kernteilungsspindeln, welche man hier findet, bezeugen. Auch hier findet man gar nichts, was einen Abschnitt von einem solchen Gastralteil gegenüber einem anderen andeuten könnte. Von dieser Stelle an proximalwärts ist das Entoderm immer weniger stark entwickelt, so daß es bald darauf aus einschichtigen cylindrischen Zellen besteht. Zellteilungen findet man hier verhältnismäßig sehr selten. Dasselbe Verhalten zeigt das Ectoderm, welches an der distalen Hälfte mächtig entwickelt ist, im Gegensatz zur proximalen des Magenstiels.

Diesen allmählichen Übergang des Magenstiels in das Manubrium kann man auch in toto bei jedem Exemplar, welches ein normal ausgezogenes glockenförmiges Manubrium besitzt, sehr gut beobachten. In vielen Fällen aber ist der Magen der Meduse mit Nahrung prall angefüllt und bekommt dadurch eine kugelrunde Gestalt. Bei oberflächlicher Betrachtung scheint es, als ob das Manubrium mit der breiten Fläche dem Magenstiel anliege. Bei genauer Untersuchung findet man aber, daß der basale Teil des Manubriums in 4 konische Trichter ausgezogen ist, welche sich in die 4 Radialkanäle unmittelbar fortsetzen, wie dies für verschiedene Leptomedusen von mehreren Autoren beschrieben wurde (u. A. MAAS 1905, p. 28 fig. 29, 30, 31).

Wir sehen also, daß das Manubrium nicht so, wie oft gezeichnet wird, direkt durch die Radialkanäle an dem Körper befestigt wird, sondern zunächst mit dem Magenstiel ein Ganzes bildet. Die Stelle, wo der Magenstiel in das Manubrium übergeht, sieht stets — und zwar bei Medusen verschiedensten Alters — wie ein konischer Trichter aus und kann genau so gut zum Magenstiel wie zum Manubrium gerechnet werden.

Es liegt ohne weiteres der Gedanke nahe, daß der Magenstiel aus dem Manubrium gebildet wird. Wenn die Meduse noch jung ist, hat das Manubrium, welches noch an der Subumbrella sitzt, dementsprechend sehr schwach entwickelte trichterartige Fortsätze. Die 4 Radialkanäle, welche durch das Wachstum dieser Fortsätze des

Manubriums entstehen, sind dann selbstverständlich auch sehr klein. Das Manubrium wächst aber schließlich auch nach der anderen Richtung fort, ebenso vergrößert sich sein Umfang, und dementsprechend werden auch die Trichterteile, wie ich sie nennen möchte, immer größer. Je später also die Radialkanäle des Magenstiels gebildet werden, desto größer sind sie. Nur so scheint es mir möglich zu erklären, warum die Radialkanäle distalwärts immer größer werden. Schließlich zeigt der Umstand, daß der Trichterteil des Manubriums sich meist in regem Wachstum befindet, zur Genüge, daß eben hier die Bildungsstätte ist. Später werden wir noch eine Tatsache zu erörtern Gelegenheit haben, welche auch für diese Annahme spricht.

GOETTE hat bei *Obelia* nachgewiesen, daß eine bestimmte Strecke der Radialkanäle der Subumbrella einen Teil des ursprünglichen Manubriums darstellt (s. unten). Von *Aequorea* sagt HAECKEL, daß „immer neue Kanäle zwischen den vorhandenen aus der Magenperipherie hervorsprossen und gegen den Schirmrand hinwachsen“ (1879, p. 209).

Wir sehen also, daß die neuen Radialkanäle unmittelbar aus dem Magen gebildet werden, und Entsprechendes läßt sich von *Octorchis* für nachwachsende Teile desselben Kanals behaupten, nämlich, daß der Magenstiel ein Teil oder ein Produkt des Manubriums ist.

Diese Tatsache gibt uns die Möglichkeit, von der

#### d) Entstehung der Gonaden

ein richtigeres Bild zu gewinnen.

CLAUS zeigt uns eine reife Meduse, bei welcher die unteren Gonaden in der Mitte des Magenstiels liegen. Vorher beschreibt er eine noch ganz wenig entwickelte Meduse, bei welcher die Gonaden sich neben dem Manubrium befinden. Es war ihm also auch bekannt, daß die relative Lage der Gonade in bezug auf das Manubrium sich ändert, aber wir finden bei ihm weder eine Erklärung noch eine Erwähnung dieser auffallenden Erscheinung. HARTLAUB (1897) erklärt diesen Vorgang kurz folgendermaßen: „Die erste Spur der Gonadenanlagen zeigt sich am distalen Ende des Magenstiels, wo das Manubrium entspringt. Erst allmählich rückt die Gonade des Magenstiels höher an demselben hinauf, wobei sie schließlich vom Magen selbst durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt wird.“

Wie rückt aber die Gonade des Magenstiels an demselben höher hinauf? Ist es überhaupt denkbar, daß die ganze Gonade sich verschieben kann? Wenn wir z. B. eine junge Meduse betrachten, bei welcher die Gonaden des Magenstiels nur 1 mm vom Manubrium entfernt sind, so sind sie schon sehr weit entwickelt, und beim Männchen sind schon die ersten 2 Keimzonen deutlich zu unterscheiden. Es ist klar, daß die Gonaden in solchen Entwicklungsstadien nicht wandern können, und wir müssen daher für die Erscheinung, daß sie schließlich doch durch einen Zwischenraum von 2—3 mm vom Manubrium getrennt sind, nach einer anderen Erklärung suchen. Und diese ist: nicht die Gonaden entfernen sich von dem Manubrium, sondern dieses wird durch Neubildung des Magenstiels von den Gonaden entfernt. Damit ist noch ein Beweis dafür geliefert, daß der Magenstiel ein Produkt des Manubriums ist.

Die Gonaden bleiben also während ihrer weiteren Entwicklung an ihrer ursprünglichen Stelle. Nun fragt sich, ob wirklich alle Eizellen an Ort und Stelle, wo sie angetroffen werden, entstanden oder vielleicht doch teilweise — an anderer Stelle entstanden — erst später durch aktive Wanderung dorthin gelangt sind.

Es liegen 2 Arbeiten vor, welche dieselben Fragen bei *Obelia* erörtern.

HARTLAUB (1885) untersuchte ganz junge *Obelia* sofort nach der Ablösung und fand keine Spur von einer Eizelle. Erst am 2 Tag fängt die Bildung der Geschlechtszellen an. Die jungen Eier, die leicht an der unregelmäßigen Form zu erkennen sind, liegen am Grunde des Manubriums und der Radialkanäle. Am 6. Tage trifft man vereinzelte Eier in der Mitte des Kanals, aber von einer Gonade ist noch keine Spur zu sehen. Bei älteren Medusen mit reifen Ovarien liegen einige Eier zwischen den Gonaden und dem Manubrium im Verlauf der Radialkanäle. Hierzu bemerkt HARTLAUB, daß diese Eier durch ihre „meist in der Richtung des Kanales gestreckte unregelmäßige Form auf Wanderung schließen ließen“. Auf Grund dieser Annahme der aktiven Bewegung der Eizellen kommt er zu dem Schluß, daß die Keimstätte für alle Eier stets das Manubrium sei, daß also die ganz jungen Eizellen, die er im Ovarium fand, aus dem Manubrium durch Wanderung in die Gonaden gelangt sind.

Zu einer ganz anderen Annahme kommt GOETTE (1907) durch Beobachtungen über die Entwicklung des Magens. Er fand bei *Obelia*

*longissima* die erste Keimbildung schon in den Gonangien, wie auch jüngste Eizellen in der Medusenknospe, welche bald in die Basis des Spadix gelangen. Hier verteilen sie sich zuerst unregelmäßig, später aber in 4 Gruppen, wo sich anfangs bloß einige große Eizellen in den radialen Ecken des Spadix befinden. Das Manubrium ist bei *Obelia longissima* zuerst halbkugelförmig, später sondert es sich durch eine quere Einschnürung nahe der Mitte in eine proximale Hälfte, welche zunächst eine halbkuglige Gestalt erhält, und in eine distale Hälfte, welche becherförmig ist. Die erste „flacht sich immer mehr ab und wird dadurch zu einem niedrigen Polster. Je weiter die Abflachung fortschreitet, desto mehr sinkt das Polster in das Niveau der Subumbrella hinab, bis es nur als centraler Teil derselben erscheint, während nur die becherförmige distale Hälfte des ursprünglichen Manubrium sich als das definitive Manubrium der freien Meduse aus der Subumbrella erhebt. Dadurch aber, daß jenes Polster in die Subumbrella herabsinkt, werden die darin enthaltenen proximalen Abschnitte der vier radialen Rinnen des Spadix in den Verlauf der Radialkanäle einbezogen und fügen sich ihnen als proximale Fortsetzungen an; die ihnen anliegenden Ovarien [es ist damit gemeint: einige größere Eizellen, welche zuerst in den 4 Ecken des Spadix gelegen sind] sind alsdann Anhänge der Radialkanäle geworden, ohne ihren ursprünglichen Platz wirklich verlassen zu haben“. „Die in der Basis des ursprünglichen Manubrium entstehenden vier radialen Ovarien von *Obelia longissima* werden also rein passiv, durch eine Wachstumsbewegung des ganzen Manubrium in die Subumbrella verlagert, indem dessen proximale Hälfte vollständig in die Subumbrella einbezogen wird“ (1907, p. 239).

Meine Befunde nun sind folgende.

Bei einer Meduse, welche einen ca. 2 mm langen Magenstiel hatte, konnte ich die unteren Gonaden bei 80 facher Vergrößerung nicht sehen. Auf Querschnitten durch den Magenstiel fand ich in der proximalen Hälfte keine Eizelle oder irgend etwas Ähnliches. Ungefähr 1 mm weit vom Magen entfernt fand ich die erste Eizelle (Fig. 36). In den ersten darauffolgenden Schnitten findet man ziemlich selten, in einem oder dem anderen Radialkanal, 1—2 Eizellen. Später trifft man aber immer mehr Eizellen, die durch ihre Größe sich von den bisher gefundenen unterscheiden (Fig. 37). Es dauert nicht lange, so merkt man, daß in jedem weiteren Schnitt, trotzdem die Radialkanäle immer größer werden, immer weniger und kleinere Eizellen liegen. Verfolgt man die Schnittserie bis zu Ende des

Magenstiels, so findet man beinahe auf jedem Schnitt solche kleine vereinzelter Eizellen (Fig. 38). Im Manubrium bleiben sie in unveränderter Lage, und auch hier findet man so wie vorher auf jedem Schnitt kleinere und größere Eizellen (Fig. 39). Dabei ist es auffallend, daß man hier meist in dem Gebiet der Zipfel die Eizellen findet. Wir sehen also, daß man bei dieser Meduse in der ganzen distalen Hälfte des Magenstiels wie auch in der Basis des Manubriums die Eizellen findet. Wie ich schon sagte, haben die Gonaden unserer Meduse stets eine typische spindelförmige Gestalt, so daß der mehr entwickelte Mittelteil von dem Endteil sich stark unterscheidet. Dasselbe finden wir auch bei dieser noch wenig entwickelten Gonade, indem das Zentrum der Gonade die Stelle ist, wo die größten Eizellen gefunden wurden. Die Enden dieser Gonade erreichen einerseits die Mitte des Magenstiels und andererseits die Basis des Manubriums.

An einer anderen, etwas weiter in der Entwicklung vorgeschrittenen Meduse war beinahe das Gleiche zu sehen, nur mit dem Unterschied, daß die Gonade so weit von dem Manubrium abgesondert ist, daß sich zwischen diesem und jener eine ganz kleine Strecke findet, auf der keine Eizelle zu finden ist. Im Manubrium dieser Meduse sind manche Eizellen relativ sehr groß, viel größer als die Eizellen in der Mitte der Gonade. Diese liegen zumeist am Grund des Manubriums. Bei Bildung des Magenstiels sind einige in den Magenstiel übergetreten und befinden sich an einer Stelle, an der sonst niemals eine Eizelle liegt (Fig. 41). Daß die Eizelle nicht durch Wanderung hierher geraten ist, geht schon daraus hervor, daß sie eine Form besitzt, welche eine Wanderung hinauf oder hinunter vollständig ausschließt.

Eine weitere Meduse hatte etwas mehr entwickelte Gonaden als die obigen. Die Gonaden des Magenstiels sind mehr vom Manubrium entfernt, als es bei den vorigen der Fall war. Hier findet man in der Strecke zwischen dem Manubrium und den Gonaden keine einzige Eizelle.

Je größer die Meduse ist, desto größer werden diese Zwischenräume. Meine Untersuchungen viel älterer Medusen haben gezeigt, daß in der Strecke zwischen dem Manubrium und den Gonaden keine weiteren Eizellen zu finden sind. Das Manubrium der älteren Medusen zeigt dagegen verschiedene Zustände. Man findet hier entweder keine Eizelle oder ganz wenig, vereinzelter, oder schließlich

sehr viele Eizellen, deren Zahl ca. 200—300 erreichen kann. Die Eizellen sind dabei von verschiedenster Größe, von 0,01—0,9 mm.

Im letzten Falle scheint es, als ob die Meduse an 3 Stellen Gonaden hätte: an der Subumbrella, am Magenstiel und noch im Manubrium selbst. Die Eizellen, welche sich im Manubrium bilden, gehen früher oder später zugrunde.

Ich habe bisher stets nur von denjenigen Eizellen gesprochen, welche man im Entoderm findet, also von solchen Zellen, von welchen es außer jedem Zweifel steht, daß es Eizellen sind und nichts anderes. Was die jüngsten Eizellen anbetrifft, so fand ich im Ectoderm die Oogonien wie auch die jüngsten Oocyten auch immer nur dort, wo auch in gleicher Höhe im Entoderm die Eizellen zu finden waren. In dem Raum zwischen Manubrium und Gonade fand ich keine differenzierte Eizelle. Allerdings ist das Ectoderm an diesem Teil sehr stark entwickelt, und man findet nicht selten Zellen, die sich durch ihre Größe von anderen unterscheiden. Wahrscheinlich sind es Vorstufen von Drüsen- resp. Nesselzellen.

Ich habe ferner noch die Räume zwischen den beiden Gonaden abgesucht und bin zu dem Schluß gekommen, daß eine Wanderung der differenzierten Keimzellen von einer in die andere Gonade nicht vorkommt, weder bei den jüngsten noch bei den ältesten Medusen. Erstens sind die Epithelien im proximalen Teil des Magenstiels so außerordentlich dünn, daß es überhaupt kaum denkbar ist, daß eine Eizelle sich hier bewegen kann. Zweitens habe ich bei vielen Untersuchungen keine Eizelle auf dieser Strecke gefunden, ausgenommen ein einziges Mal und da nur 7 kleine Eizellen in allen 4 Kanälen zusammen.

Wenn wir nun unsere Befunde mit denen HARTLAUB'S vergleichen, so stimmen sie insofern überein, als man bei der jüngsten der von uns untersuchten *Octorchis* die Eizellen ebenso im Manubrium wie auch in dem Raum der künftigen Gonade, also in den Radialkanälen des Magenstiels, findet. Später bildet sich aber bei *Octorchis* zwischen dem Manubrium und der Gonade ein Raum, welcher keine Eizellen enthält. HARTLAUB findet dagegen bei *Obelia* auch auf dieser Strecke Eizellen, die vom Manubrium in das Ovar hinwandern.

Nach GOETTE sollen die Gonaden der *Obelia longissima* passiv durch die Wachstumsbewegung des ganzen Manubriums in die Subumbrella verlagert werden. Bei unserer Meduse könnte man ebenfalls von einer passiven Verlagerung sprechen, aber sie erfolgt in

anderer Weise, nicht dadurch, daß ein Teil des fertigen Manubriums selbst in den Stiel überginge, sondern durch die Neubildung von Zellen des Magengrundes. Mit anderen Worten: die Radialkanäle des Magenstiels sind aus dem Manubrium hervorgesproßt. Wenn wir als Vergleichsobjekt *Aequorea* betrachten, bei welcher die Radialkanäle, wie schon erwähnt, ebenfalls aus dem Manubrium hervorwachsen, so können wir uns leicht vorstellen, wie die Bildung der Gonade bei dieser und ebenso bei unserer Meduse vor sich geht. Zuerst wächst der Radialkanal bis zum Schirmrand heran, und dann erst zeigen sich die Eizellen in dem Ectoderm des Kanals. Es ist ohne weiteres klar, daß die Keimzellen nicht nach der Bildung des Radialkanales aus dem Magen in denselben geliefert werden, sondern daß die Urkeimzellen schon während des Wachstums des Kanals sich in seinem Ectoderm verteilen müssen. Und es ist ja wohl auch denkbar, daß in dem Magen, aus welchem dieses indifferente Material hervorgegangen ist, einige Urkeimzellen unter Umständen frühzeitig zur Differenzierung gelangt sind. So, glaube ich, ist es zu erklären, warum man die Eizellen manchmal im Manubrium unserer Meduse findet. Das Schicksal solcher Eizellen ist, meiner Meinung nach, daß sie früher oder später zugrunde gehen. Es kann selbstverständlich eine Keimzelle sich gerade dort entwickeln, wo ein Wachstum des Kanals erfolgt und so passiv in den Magenstiel verschleppt werden, wie wir es bei einer Meduse gesehen haben (Fig. 41). Sonst bleiben die Eizellen im Manubrium und wandern keineswegs in die Gonade hinein. Was die älteren, schon im Entoderm befindlichen Eizellen betrifft, so kann von einer Wanderung dieser Zellen, wie wir gesehen haben, überhaupt keine Rede sein. Es könnte höchstens noch die Vermutung ausgesprochen werden, daß vielleicht später, wenn die Gonade schon gebildet wurde, das Manubrium noch Urkeimzellen enthält, welche in das Ovar hineinwandern. Es liegen aber keine Beobachtungen zugunsten dieser Annahme vor, und außerdem spricht der Umstand, daß die Gonaden stets ihre typisch-spindelförmige Gestalt behalten — was eine Zufuhr von neuem Material von einer Seite ausschließt —, dagegen. Soeben Gesagtes gilt auch für die obere Gonade, und wenn wir uns fragen, wie diese Gonade gebildet wird, ob die Eizellen sich in ihr selbst differenzieren oder ob sie vom Manubrium aus hineinwandern, so gibt es darauf nur die eine Antwort: die Geschlechtszellen liegen von allem Anfang hier und differenzieren sich weiter in der Gonade

selbst. Auch hier behält, wie wir gesehen haben, die Gonade ihre typische Form. was unmöglich wäre, wenn die Gonade aus hineingewanderten Zellen gebildet worden wäre. In diesem Falle müßten die ältesten Eizellen nach dem Schirmrand zu, die jüngsten aber an der gegenüberliegenden Seite liegen. Doch gerade bei oberen Gonaden konnten wir an den jüngsten Formen beobachten, wie die Entwicklung der Gonade in ihrer Mitte beginnt. Wenn wir noch daran erinnern, daß nach CLAUS die obere Gonade noch keine Spur von Eizellen aufweist, während die untere schon reife Eizellen enthält, so wird es uns klar, daß bei solchem Zustand keine Wanderung der Keimzellen aus dem Manubrium stattgehabt haben konnte.

Und schließlich, glaube ich, wenn wir für die untere Gonade festgestellt haben, daß die Gonade nicht aus wandernden Keimzellen, sondern aus den in der Gonade selbst entstandenen gebildet wurde, so dürfte a fortiori es wohl auch berechtigt sein, für die obere Gonade das Gleiche anzunehmen.

Wenn man aber unbedingt diese Gonade als aus dem Manubrium entstanden erklärt haben möchte, so dürfen wir uns nur daran erinnern, daß das Manubrium im Jugendstadium sich dicht an die Subumbrella anlehnt, so daß es nicht ausgeschlossen erscheint, daß ein Teil der Subumbrella aus dem Manubrium hervorgesprossen ist.

Auf jeden Fall ergibt sich der wichtige Tatbestand, daß die Urkeimzellen schon im Embryonalstadium oder bei der Knospenbildung auf ihrem künftigen Platze angelegt sein müssen.

So läßt sich auch dann die Bildung der Gonaden bei den *Octorchis* nahe verwandten Formen ganz gut erklären, wie z. B. bei *Eutima limpida* A. AG., bei welcher die Gonaden im ganzen Verlauf der Radialkanäle entwickelt sind. Dort hat sich die Keimzone, welche bei der Knospenbildung in eine bestimmte Stelle verlegt wurde, parallel mit dem Wachstum des Radialkanals auf ihre ganze Länge ausgedehnt. Bei unserer Meduse sind Zwischenräume entstanden, welche keine Keimzelle enthalten. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß auch bei unserer Meduse vielleicht manchmal auf der ganzen Länge des Radialkanals Keimzellen produziert werden. Die 7 Eizellen, welche wir bei einer Meduse in dem Raum zwischen den beiden Gonaden gefunden haben, sind keineswegs wandernde Eizellen, sondern Zellen, welche an Ort und Stelle entstanden sind. Dies ist entweder ein Rest der früheren Keimzone oder vielleicht auch ein Beweis dafür, daß auch hier noch die Eizellen entstehen



können. Und wenn wir daran erinnern, wie die Entstehung und die Entwicklung der Geschlechtszellen zeitlich verschieden sein kann, so wird diese soeben ausgesprochene Vermutung an Wahrscheinlichkeit noch gewinnen.

Dieser Umstand, daß in der Regel die untere Gonade sich früher entwickelt als die obere, erklärt sich meiner Meinung nach dadurch, daß sie näher dem Magen liegt, also mehr Ernährungsflüssigkeit erhält. Es kommt manchmal vor, daß der Magenstiel in seiner Entwicklung zurückgeblieben ist; dann entwickeln sich die Keimzellen in großer Zahl im Manubrium selbst.

Die Lösung der zuletzt aufgestellten Fragen wird also lauten:

Die untere Gonade oder, richtiger gesagt, das indifferente Material der künftigen Gonade wird durch das Wachstum des Magenstiels auf diesem eine Strecke weit verlagert. Die obere Gonade ist entweder durch die Hervorsprossung eines Teiles der Subumbrella aus dem Manubrium hervorgegangen, oder sie wurde schon bei der Knospung an der künftigen Stelle des Radialkanals der Subumbrella angelegt.

Jede Geschlechtszelle ist an Ort und Stelle entstanden, wo man sie trifft. Die Geschlechtszellen, welche man im Magen oder irgendwo außerhalb der Gonaden findet, stehen in keinerlei Beziehung zu denselben.

Daraus folgt:

Die Keimzellen gelangen an ihre Reifungsstätte nicht durch Wanderung, sondern durch Ausdehnung der Keimzone, welche also gleichzeitig die Reifungsstätte bildet.

Oder mit anderen Worten:

Die Keimzone fällt mit der Reifungsstätte zusammen.

### **Zusammenstellung der Ergebnisse für *Octorchis*.**

Schließlich seien hier die wichtigsten tatsächlichen Befunde für *Octorchis* zusammengestellt.

1. Die Eizellen differenzieren sich stets im Ectoderm.
2. Die Oocyten erster Ordnung treten in den Verband des Entoderms.

3. Die Eizellen setzen sich mit möglichst breiter Fläche an die Stützlamelle an und werden vermutlich durch die Klebrigkeit der

Stützlamelle an ihr befestigt. Später werden die Eizellen von der Stützlamelle umhüllt, so daß sie schließlich in ihr selbst liegen.

4. Die älteren Eier liegen topographisch im Entoderm, morphologisch aber weder im Ectoderm noch im Entoderm, sondern in der Stützlamelle.

5. Diejenigen Eizellen, welche sich von der Stützlamelle losgetrennt haben, gehen zugrunde.

6. Die Eizellen besitzen stets eine Membran. Die Ernährung erhalten sie in flüssigem Zustand; sie zeigen niemals eine amöboide Gestalt und bilden nie ein Syncytium.

7. Verschiedene Lebensbedingungen während der Entstehung und der Entwicklung der Eizellen verursachten zeitliche und morphologische Unterschiede.

8. Der Magenstiel wächst aus dem Manubrium hervor.

9. Die Keimzellen erreichen die Reifungsstätte durch die Ausdehnung der Keimzone.

10. Die Eizellen entstehen an Ort und Stelle, wo sie angetroffen werden.

11. Die im Manubrium entstehenden Eizellen gehen zugrunde.

12. Eine Wanderung der Geschlechtszellen findet in keinem Falle statt.

Da bis zur speziellen Ausarbeitung meiner Untersuchungen an anderen Leptomedusen noch einige Zeit vergehen wird, so stelle ich einstweilen hier die tatsächlichen Befunde für eine Anzahl weiterer Arten kurz zusammen.

### Leptomedusen mit Magenstiel.

#### II. *Eutimium elephas* HAECKEL.

Die Meduse stammt aus Helgoland. Sie hat einen langen Magenstiel, welcher manchmal 25 und mehr mm erreichen kann. Die Gonaden befinden sich im Verlauf der Radialkanäle des Magenstiels und reichen vom Manubrium bis zur Glocke. An der Subumbrella sind keine Gonaden vorhanden. Die jüngsten Eizellen findet man bei dieser Meduse im Ectoderm. Schon sehr früh treten sie in den Verband des Entoderms und werden schließlich von der Stützlamelle umhüllt. Die topographische Lage der Eier dieser Meduse ist also zuerst das Ectoderm, später Entoderm. Ein Exemplar schien hermaphroditisch zu sein.

### III. *Saphenia* sp.

Die Meduse unterscheidet sich von *Eutimium* dadurch, daß sie zeit ihres Lebens nur 2 Tentakel besitzt, während letztere 4 solche hat. Histologische Untersuchungen dagegen haben erwiesen, daß hierin zwischen diesen beiden Medusen kein wirklicher Unterschied besteht. Sie haben genau denselben Bau der Gonaden, und außerdem — was besonders charakteristisch für die Meduse ist — zeigen sie in den Tentakeln eine ringförmige faltenbildende Muskulatur. Es ist kaum angebracht, die beiden Medusen als 2 selbständige Gattungen zu betrachten.

### IV. *Helgicirrha schulzii* (HARTLAUB).

Die Meduse stammt ebenfalls aus der Nordsee. Sie hat einen breiten konischen Magenstiel, welcher aber nicht mit dem von *Octorchis* zu vergleichen ist. Er ist durch die konvexe Vorwölbung der Schirmgallerte und durch Abflachung der Hohlglöcke entstanden. Entsprechend der Glockenform hat die Meduse einen längeren oder kürzeren Magenstiel. Die Gonaden entwickeln sich nur im Verlauf der Radialkanäle der Subumbrella, lassen aber beide Enden derselben frei. Die Eizellen gelangen zu ihrer Differenzierung in das Ectoderm, treten bald in das Entoderm über.

### V. *Eutimeta leuca* (MAYER).

Die Meduse wurde mir von Herrn Professor O. MAAS aus seinem Siboga-Expeditionsmaterial gütigst zur Verfügung gestellt. Sie ist auch äußerlich *Eutimium* sehr ähnlich, besitzt auch einen langen kantigen Magenstiel. Die Gonaden liegen dagegen nicht am Magenstiel, sondern in der Subumbrella.

Die Eizellen werden im Ectoderm differenziert und treten später in das Entoderm über (im Prinzip bei allen Leptomedusen mit Magenstiel das gleiche Verhalten).

### Leptomedusen ohne Magenstiel.

### VI. *Eutonina socialis*.

Die Meduse habe ich, sehr gut in Formol-Chromessigsäure fixiert, aus Helgoland erhalten. Sie hat keinen Magenstiel. Die

Gonaden liegen also nur an der Subumbrella. Die jüngsten Eizellen findet man im Ectoderm. Bei ihrem weiteren Wachstum drängen sie sich an die Stützlamelle heran, drücken diese gegen das Entoderm zu und werden dann von ihr umwachsen. Wenn man einen Querschnitt durch die ältere Gonade betrachtet, so ist es schwer zu unterscheiden, ob die Eizellen im Ectoderm oder im Entoderm liegen.

### VII. *Laodice fijiana*.

Die Meduse (aus Material der Siboga-Expedition) hat 4 wulstförmige Gonaden, die am Magen beginnen und nicht ganz den Schirmrand erreichen. Schöne Präparate für die Lage der Geschlechtszellen liefern die Enden der Gonaden, die nicht so gefaltet sind, wie es bei den älteren, mittleren Teilen der Fall ist. Bei Betrachtung der Querschnitte durch ältere Teile der Gonade läßt sich nicht entscheiden, zu welchem Epithel sie gerechnet werden müssen; topographisch liegen sie in der Mitte zwischen Entoderm und Ectoderm. An jüngeren Teilen der Gonade sehen wir aber, daß die Eizellen zu ihrer Differenzierung ins Entoderm gelangen, nach dem Ectoderm zurücken und von der Stützlamelle umhüllt werden. Bei *Laodice* ist die Stützlamelle sehr gut ausgebildet und zeigt, daß diese aus 2 nicht gleichwertigen Substanzen besteht.

### VIII. *Mitrocoma annae* (HAECKEL).

Bei dieser Meduse findet man merkwürdigerweise die jüngsten Eizellen frei im Entoderm liegen, bis sie in irgendwelcher Weise die Stützlamelle erreichen und von dieser umlagert werden. Nur bei dieser Meduse beobachtete ich, daß die Eizellen in 2 Schichten aufeinanderliegen und trotzdem von der Stützlamelle umhüllt werden. Die Eizellen liegen also topographisch bei *Mitrocoma* zuerst im Entoderm, später zwischen beiden Epithelien.

### IX. *Euchilota maculata*.

Eine Eucopide ohne Magenstiel. Die Eizellen in ihren jüngsten Stadien finden wir im Entoderm. Bei weiterem Wachstum werden sie von der Stützlamelle umhüllt.

### X., XI. u. XII. *Obelia*, *Phialidium*, *Phialacium* sp.

Bei diesen Medusen findet man die jüngsten wie die älteren Eizellen stets im Entoderm.

XIII. *Octocanna funeraria*.

Über die Form und Lage der Gonaden dieser interessanten Tiefseemeduse finden wir bei MAAS (1911) nähere Angaben. Die Schnittserie durch die Gonade einer *Octocanna* (die mir von Herrn Prof. O. MAAS zur Verfügung gestellt wurde) zeigte, daß die Eier in der Stützlamelle eingebettet liegen und zwar in mehreren Reihen angeordnet.

Im Entoderm findet man eine große Zahl von Nesselzellen. Diese wandern durch die Stützlamelle zwischen die Eizellen in das Ectoderm hinein. Ebenso passieren vermutlich auch die für die mehr der Peripherie zu liegenden Eier und für das Ectoderm bestimmten Nährsäfte die Stützlamelle.

---

Wir sehen also, daß die Eizellen sowohl im Ectoderm als auch im Entoderm zu ihrer Differenzierung gelangen können. Die definitive Lage der Eizellen bei allen von mir untersuchten Medusen ist die zwischen beiden Epithelien in der Stützlamelle.

Die männlichen Geschlechtszellen dagegen liegen bei allen Medusen stets im Ectoderm, und dabei werden sie ebenfalls in der Stützlamelle eingebettet.

Aus meinen Untersuchungen geht hervor, daß der Stützlamelle eine viel größere Bedeutung zukommt, als bisher angenommen wurde, worüber ich in meiner ausführlichen Bearbeitung berichten werde.

Von Interesse ist schließlich der Umstand, daß ich bei allen von mir untersuchten Medusen niemals eine Ernährung durch Pseudo- oder Nährzellen beobachten konnte.

---

### Literaturverzeichnis.

1. BROWNE, ED., On British Hydroids and Medusae, in: Proc. zool. Soc. London, 1896.
2. —, A report on the Medusae found in the Firth of Clyde, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 1904—1905.
3. CLAUS, C., Beiträge zur Kenntnis der Geryonopsiden- und Eucopiden-Entwicklung, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 4, 1881.
4. GOETTE, A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechts-individuen der Hydroidpolypen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 87, 1907.
5. GRAEFFE, E., Uebersicht der Seethierfauna des Golfes von Triest, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 5, 1885.
6. HAECKEL, E., Beschreibungen neuer Craspedoten Medusen aus dem Golfe von Nizza, in: Jena. Ztschr. Med. Naturw., Vol. 1, 1864.
7. —, System der Medusen, 1879.
8. HARTLAUB, CL., Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia, in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885.
9. —, Craspedote Medusen. 1. Teil: Nordisches Planton, Lief. 6, 1907.
10. —, Die Coelenteraten Helgoland's, in: Wiss. Meeresunters. (N. F.), Vol. 1 u. 2, 1896 u. 1897.
11. —, Ueber einige von CH. GRAVIER in Djibuti gesammelte Medusen, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Syst.
12. HERTWIG, O. und R., Der Organismus der Medusen, 1878.
13. MAAS, O., Die Craspedoten Medusen, in: Res. Siboga-Exped., 1905.
14. —, Die Scyphomedusen, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 1, 1907.
15. —, Contributions au système des Meduses etc., in: Bull. Inst. océanogr. Monaco, 1911.
16. MAYER, A. G., Medusae of the World, in: Publ. Carnegie Inst., 1910.

17. METSCHNIKOFF, E., Embryologische Studien an Medusen, 1886
18. SCHAXEL, J., Die Eibildung der Meduse *Pelagia noctiluca*, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, 1910.
19. TRINCI, G., Studi sull' oocite dei Coelenterati durante il periodo di crescita, in: Arch. Ital. Anat. Embr., Vol. 5, 1907.
20. WEISMANN, A., Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydro-medusen, 1883.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 42.

Fig. 1—41. *Octorchis gegenbauri*.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Gonade des Magenstiels.

Fig. 2. Querschnitt durch den proximalen Teil der Gonade des Magenstiels.

Fig. 3. Querschnitt durch die Mitte derselben Gonade.

Fig. 4. Querschnitt durch das distale Ende dieser Gonade.

Fig. 5. Teilungsspindel einer Eizelle aus dem Ectoderm.

Fig. 6. Ectodermale Oocyte mit chromatischer Granulation.

Fig. 7. Bukettstadium einer Eizelle aus dem Ectoderm.

Fig. 8. Querschnitt durch die untere Gonade.

Fig. 9. Ein Stück eines Radialkanals der Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 10. Ein Stück eines Radialkanals der Fig. 4 bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 11. Ein Stück aus dem subumbrellaren Teil eines Querschnitts durch die Gonade.

Fig. 12. Querschnitt durch die untere Gonade.

Fig. 13. Ein einzelnes chromatisches Körnchen außerhalb des Kernes mit hellerem Plasmahof.

Fig. 14, 15. Eier, die mit sehr breiter Fläche der Stützlamelle anliegen.

Fig. 16. Ein Ei, das vollständig in der Stützlamelle eingebettet ist.

Fig. 17. Ein Stück eines Längsschnitts durch die Gonade.

Fig. 18. Ein Querschnitt durch die Gonade der Subumbrella.

Fig. 19. Ein Ei, das von der Stützlamelle umhüllt wird.

## Tafel 43.

Fig. 20. Ein Querschnitt durch die Gonade. Ein Ei, das von der Stützlamelle losgelöst ist und eine unregelmäßige Form besitzt.

Fig. 21. Ein Querschnitt durch die Gonade. Die ausgestoßenen Eizellen mit anderen Partikeln in einen Kanal des Magenstiels.

Fig. 22. Der Kern mit chromatischer Granulation. Die Körnchen zerstreuen sich im Plasma des Eies.

Fig. 23. Der Kern mit chromatischen Granulationen. Die Körnchen in großen Klumpen dicht der Membran anliegend.

Fig. 24. Ein Stück Ei des Längsschnittes (Schnittdicke 5). Scheinbares Syncytium.

Fig. 25. Ein Ei mit 2 Kernen, wahrscheinlich durch Verschmelzung zweier Eizellen entstanden.

Fig. 26—28. Verschiedene Zustände des Nucleolus.

Fig. 29. Ein Ei auf dem Wege, das Muttertier zu verlassen, Kern in Auflösung begriffen.

Fig. 30. Kern aus dem nächsten Schnitt mit aus dem Nucleolus ausgetretenen chromatischen Substanzen.

Fig. 31. Kern mit einem großen und vielen kleineren Nucleolen.

Fig. 32. Querschnitt durch den proximalen Teil des Magenstiels einer jungen Meduse.

Fig. 33. Querschnitt desselben Magenstiels 20—30  $\mu$  vom Magen entfernt.

Fig. 34. Querschnitt an der Stelle, wo der Magenstiel in das Manubrium übergeht.

Fig. 35. Querschnitt durch den proximalen Teil des Magenstiels einer jungen Meduse.

Fig. 36. Querschnitt 10—15  $\mu$  von letzterem entfernt.

Fig. 37. Querschnitt durch die Mitte desselben Magenstiels.

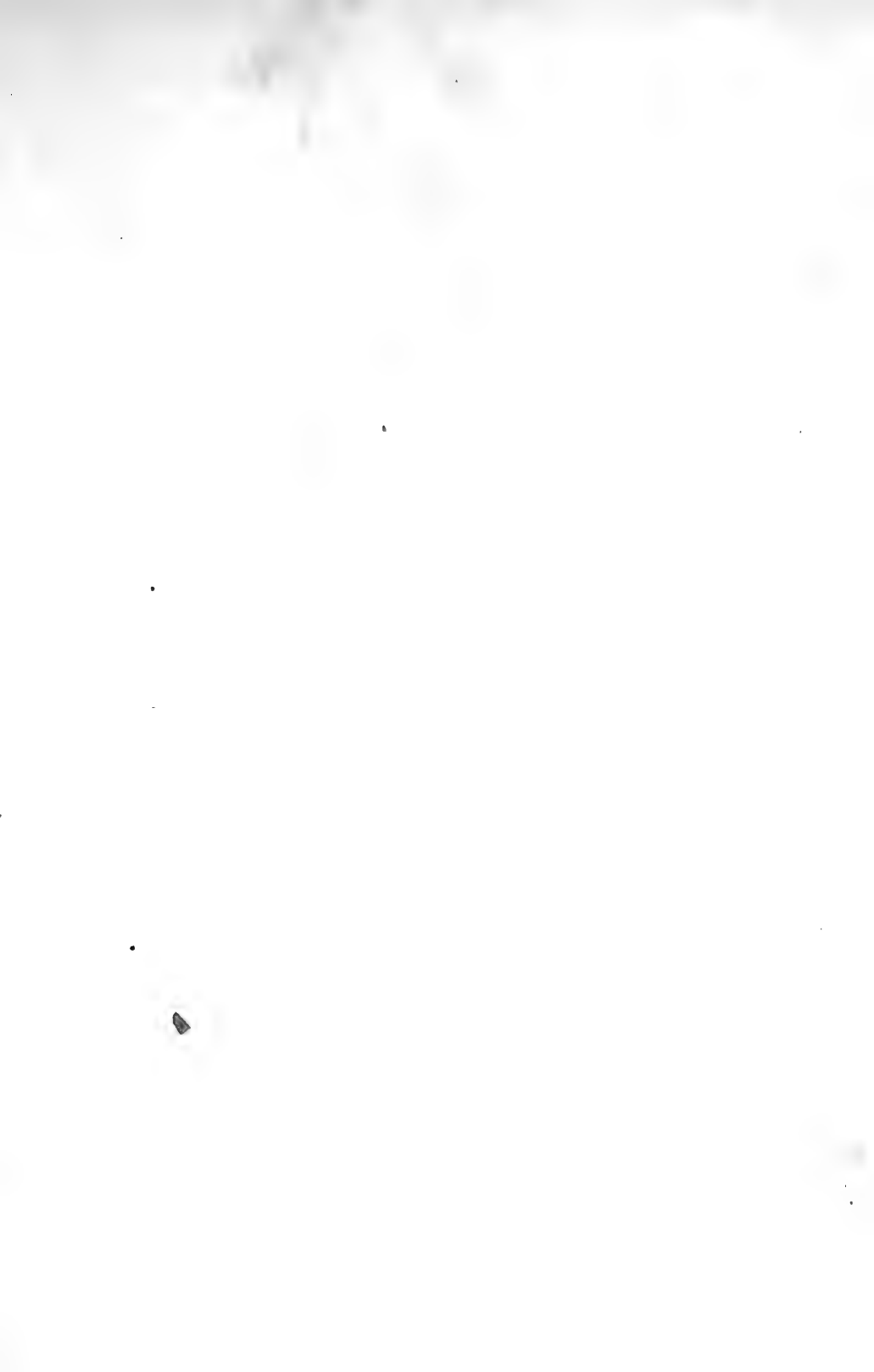
Fig. 38. Querschnitt durch den distalen Teil des Magenstiels neben dem Manubrium.

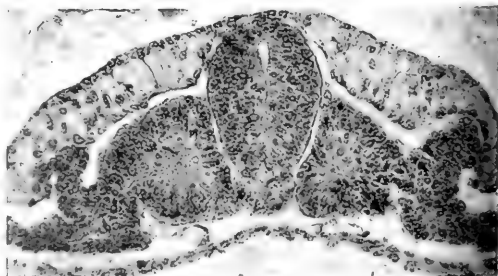
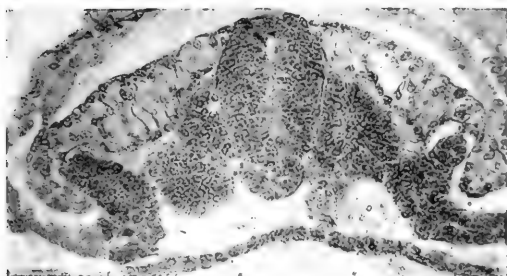
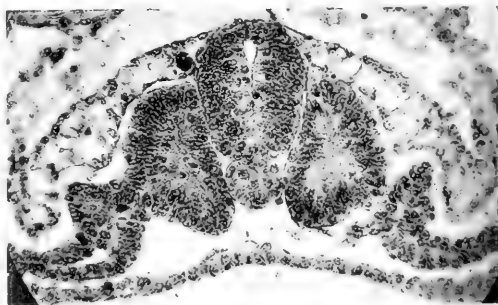
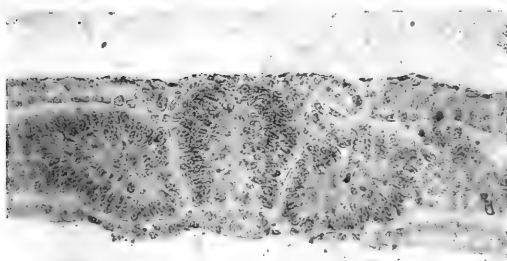
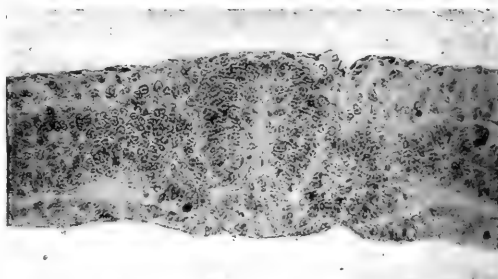
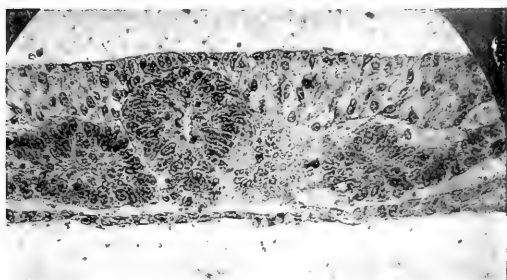
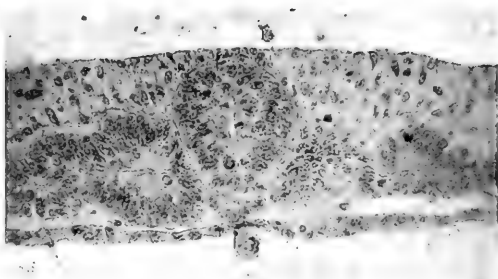
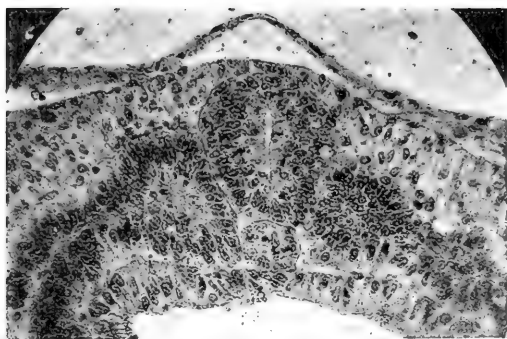
Fig. 39. Querschnitt durch die Basis des Manubriums.

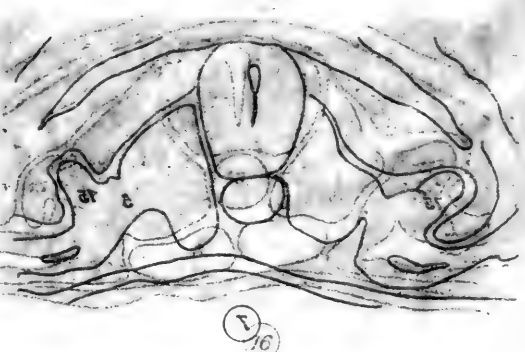
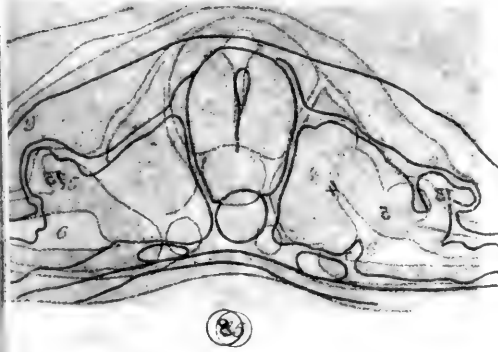
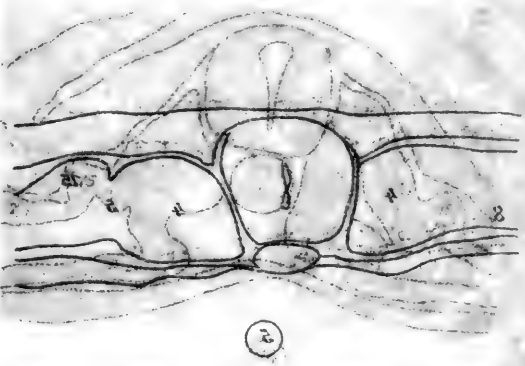
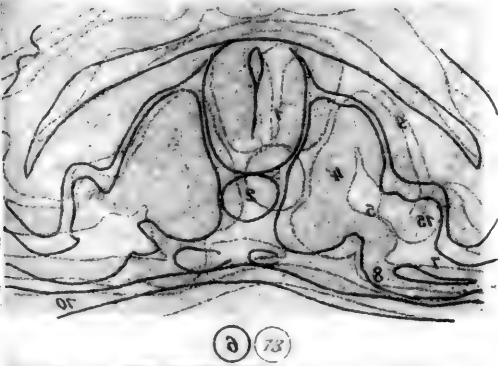
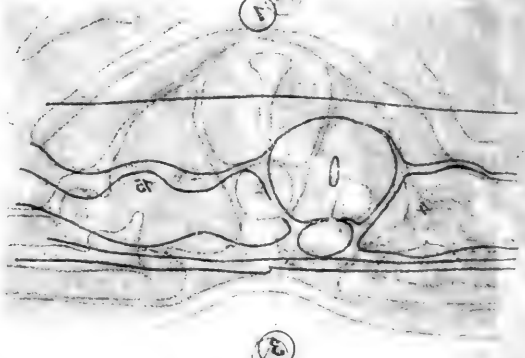
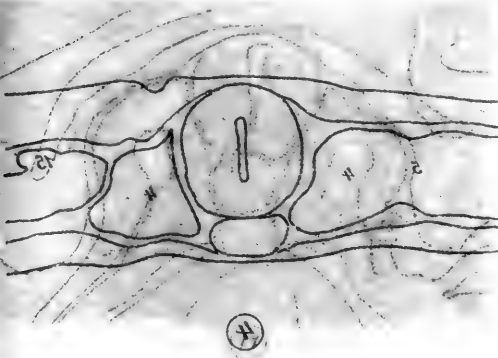
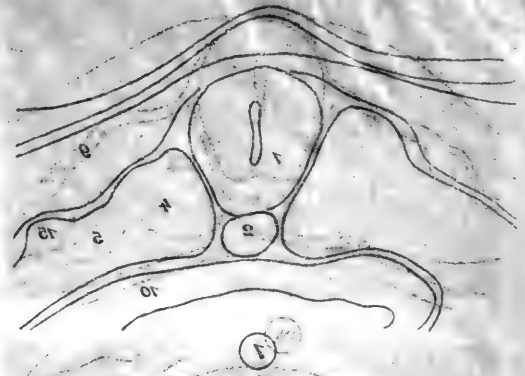
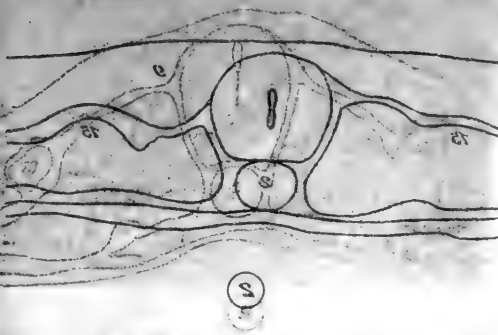
Fig. 40. Querschnitt durch einen Magenstiel mit 3 Radialkanälen.

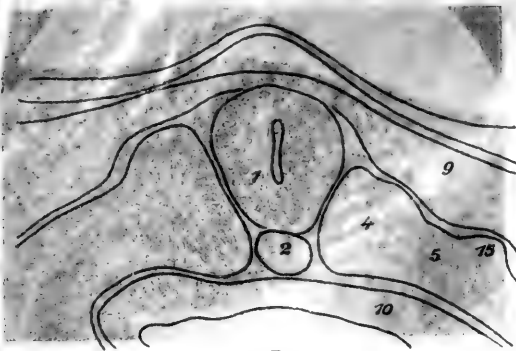
Fig. 41. Querschnitt durch den distalen Teil des Radialkanals des Magenstiels.



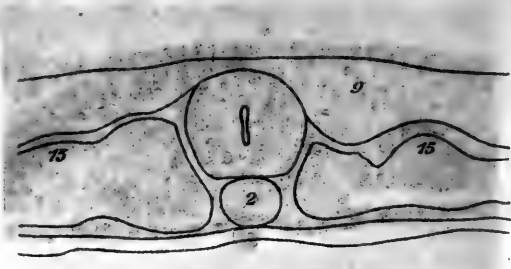




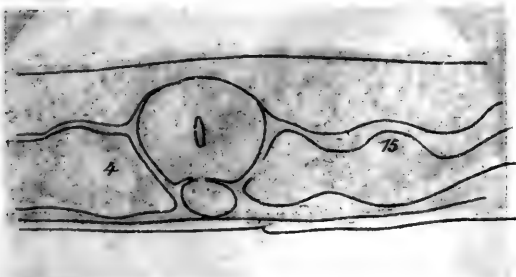




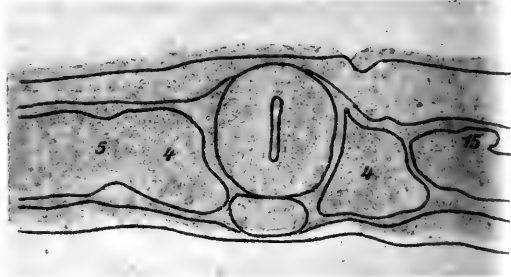
1



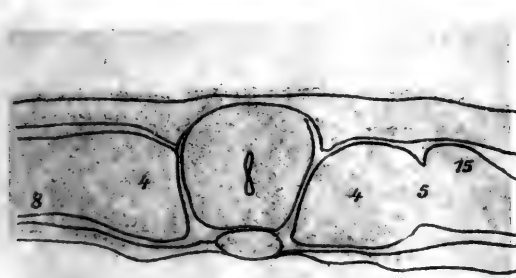
2



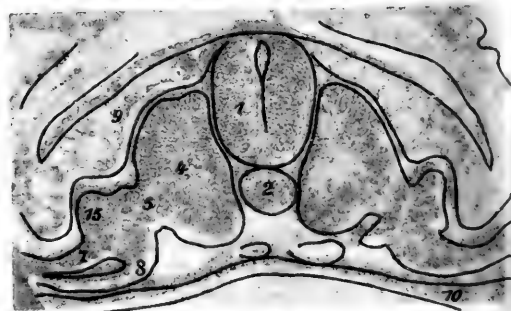
3



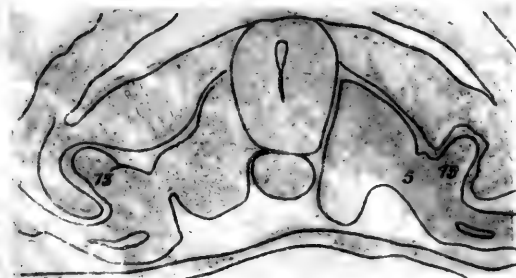
4



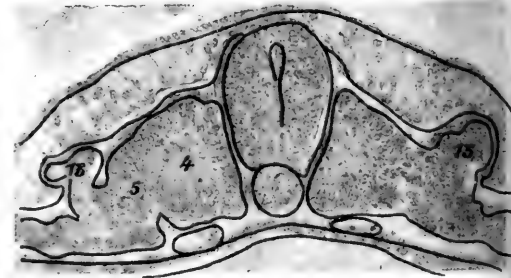
5



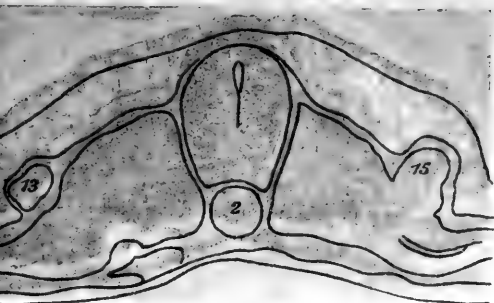
6



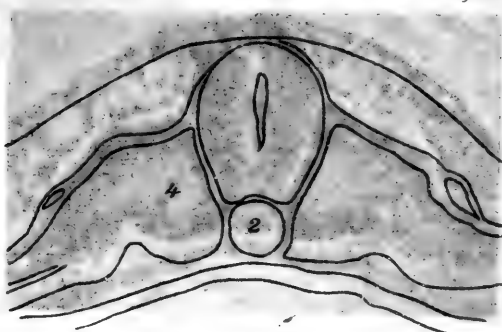
7



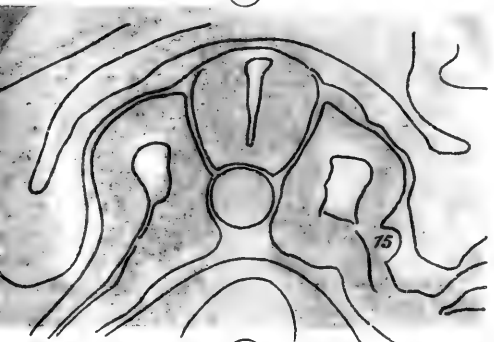
8



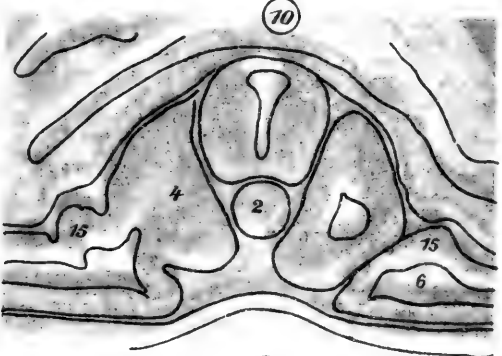
9



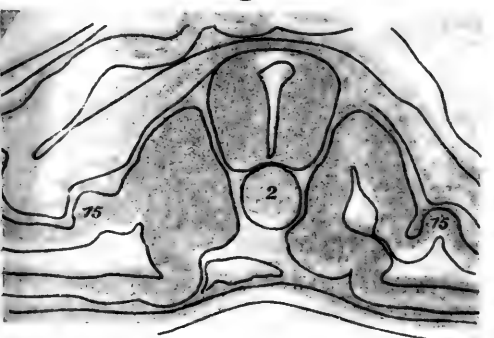
10



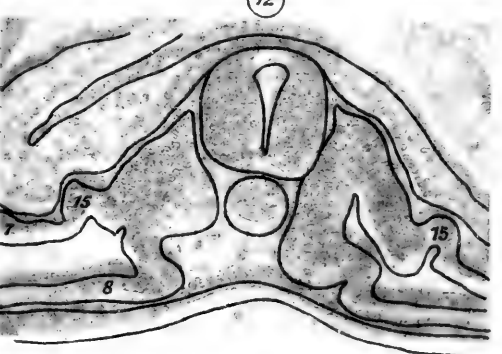
11



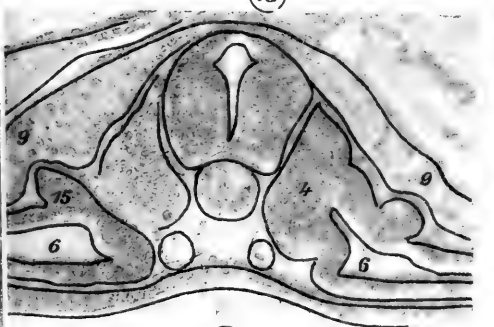
12



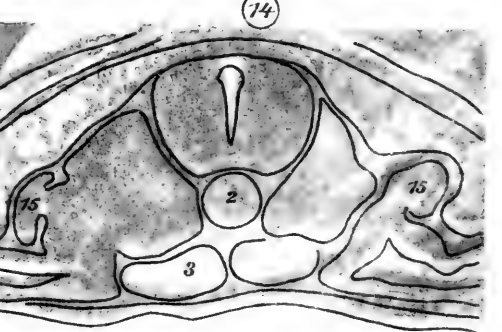
13



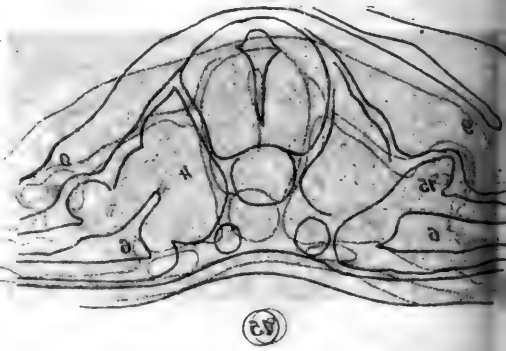
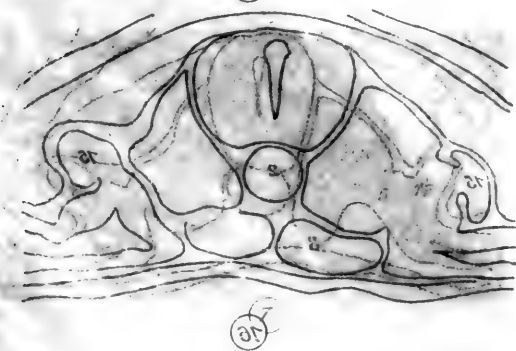
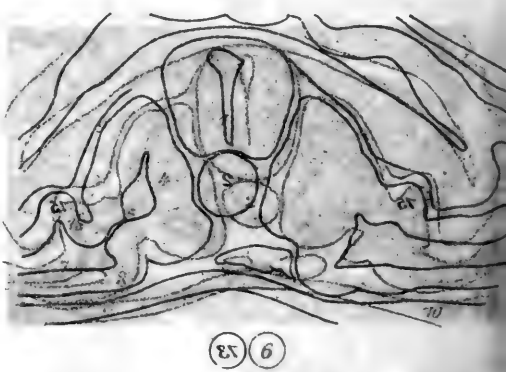
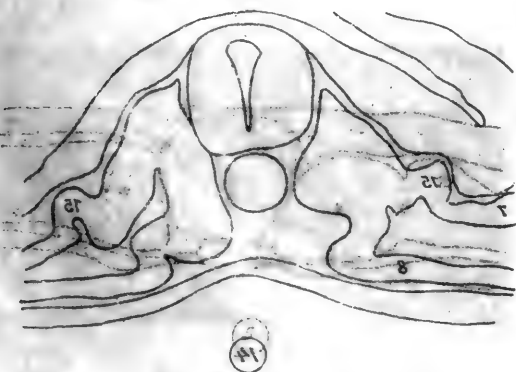
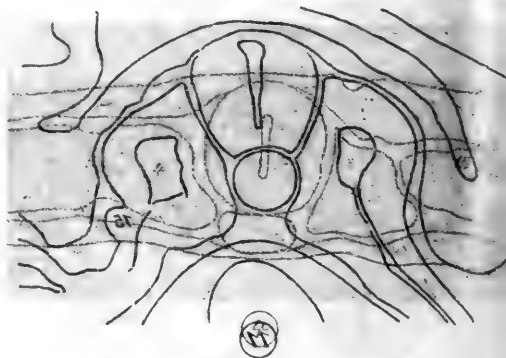
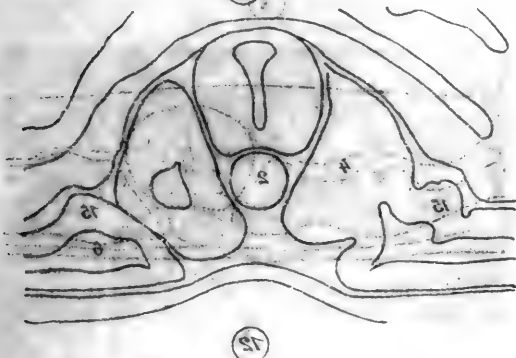
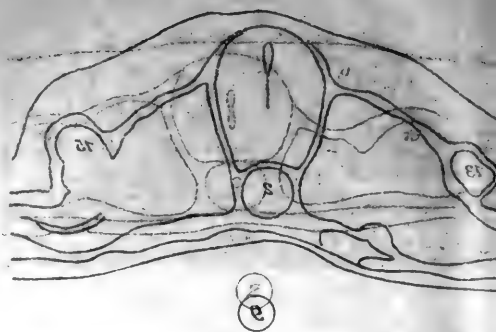
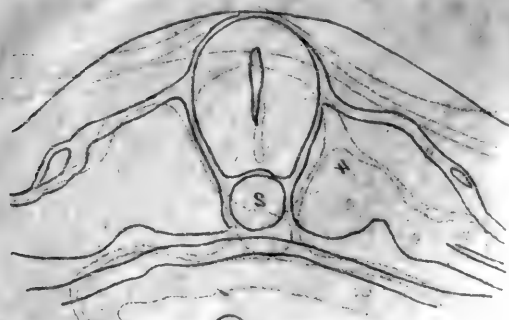
14



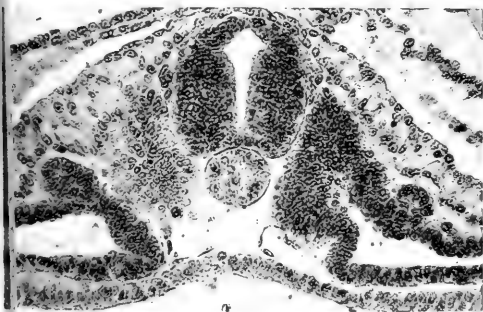
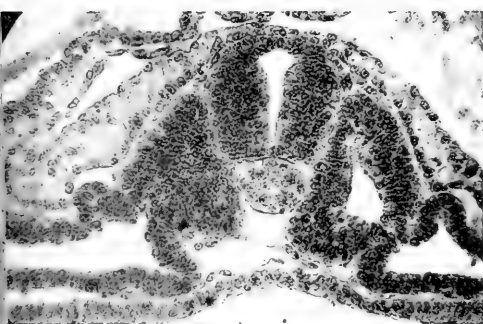
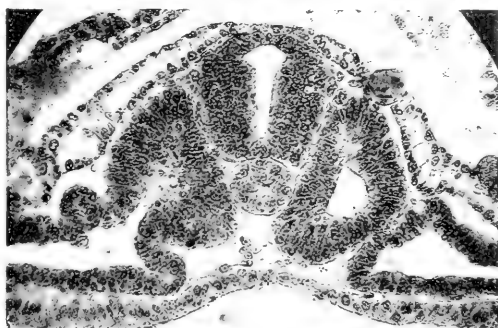
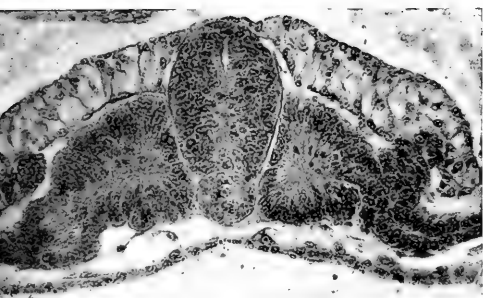
15



16



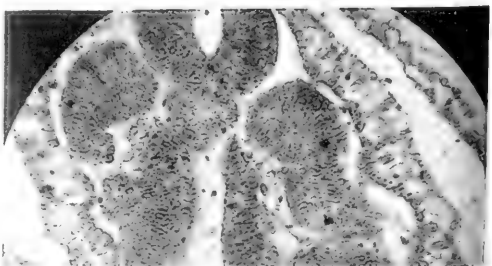
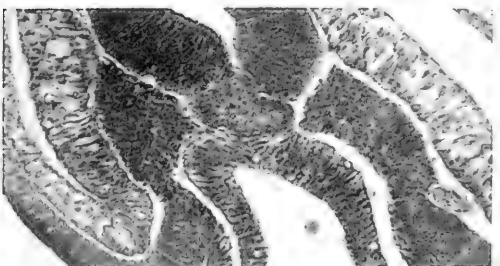
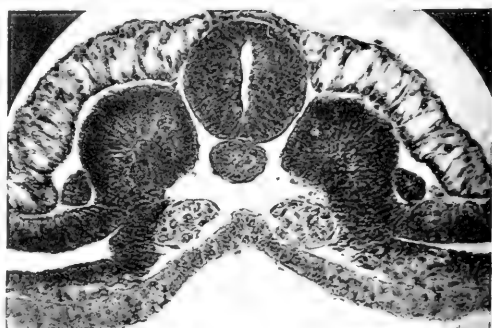
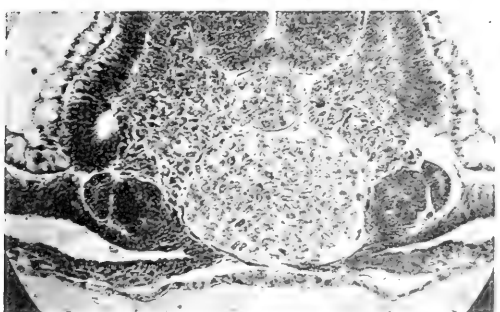
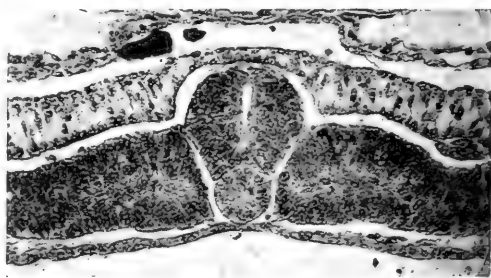
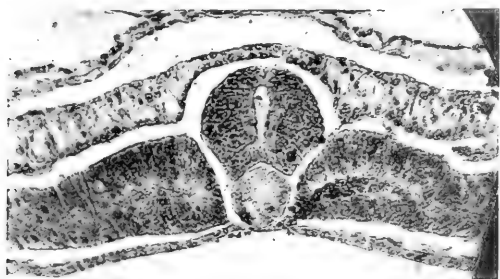


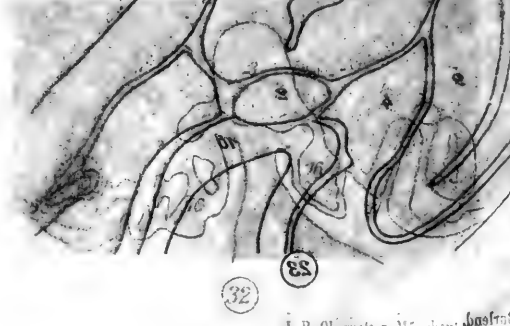
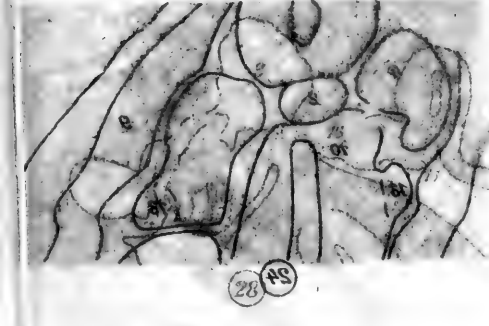
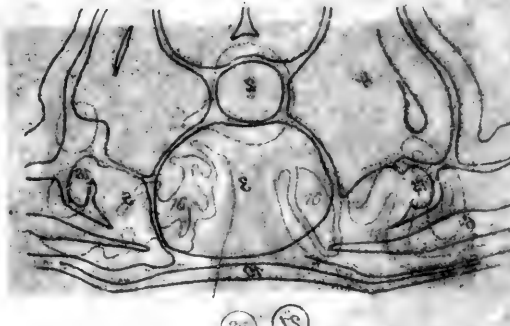
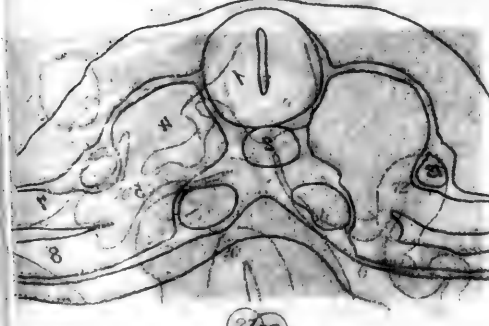
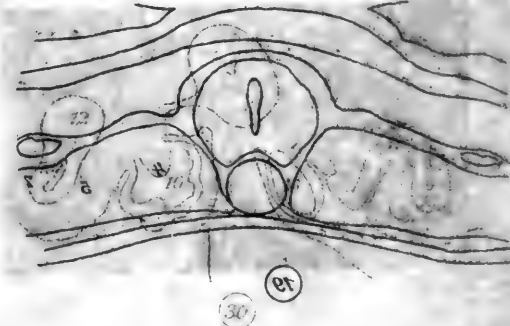
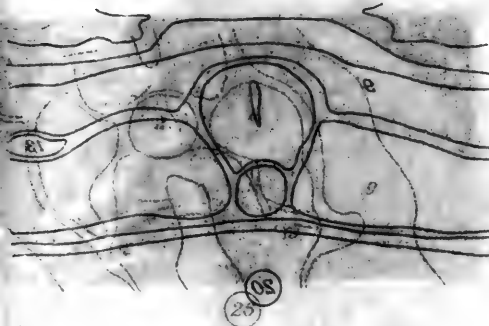
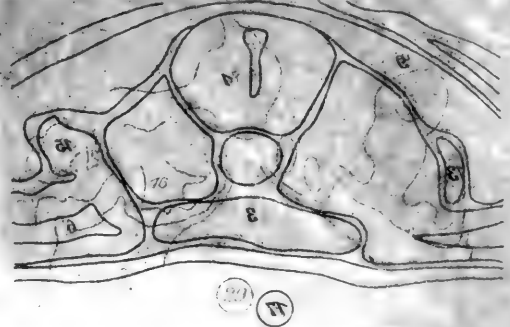
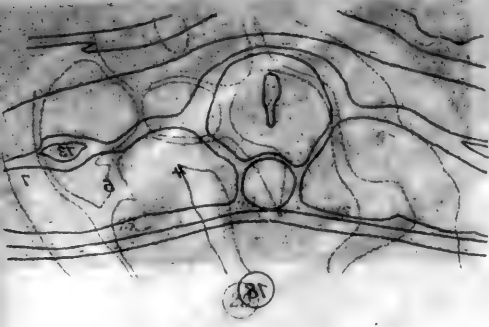


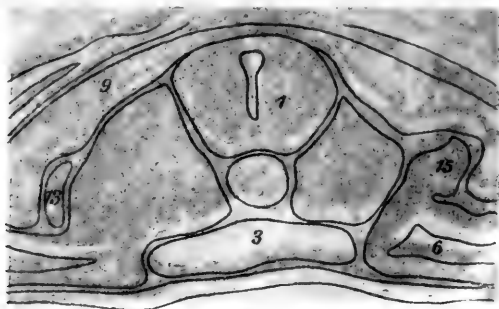




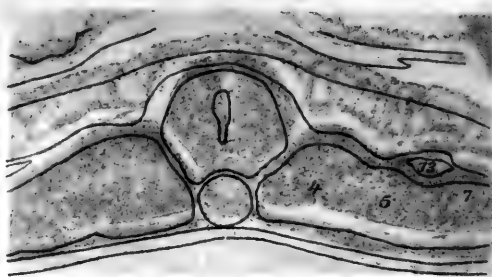




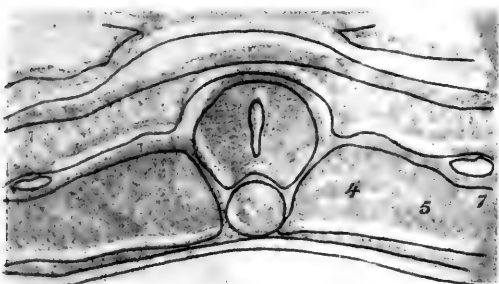




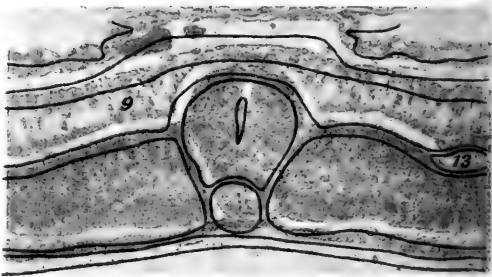
17



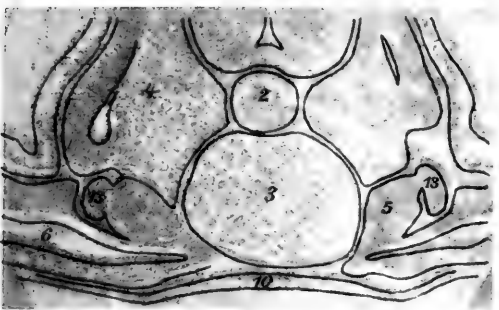
18



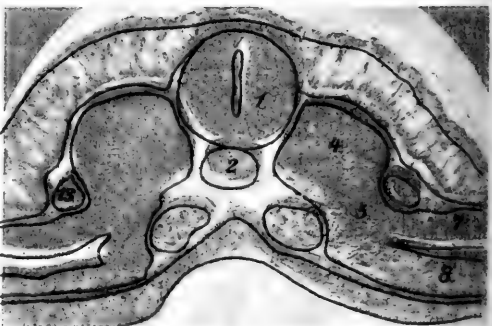
19



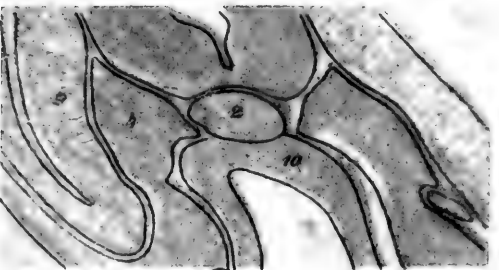
20



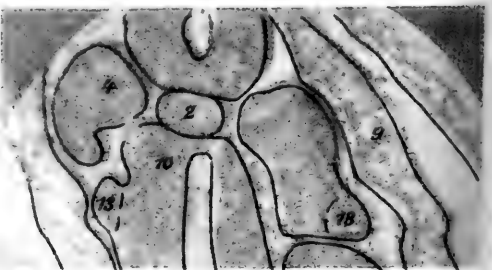
21



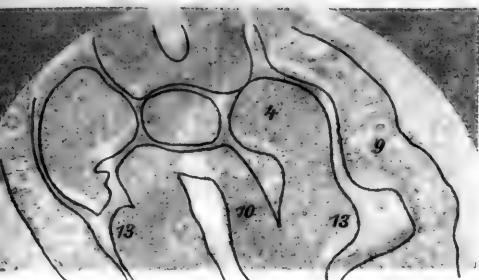
22



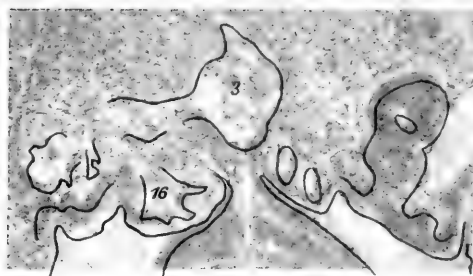
23



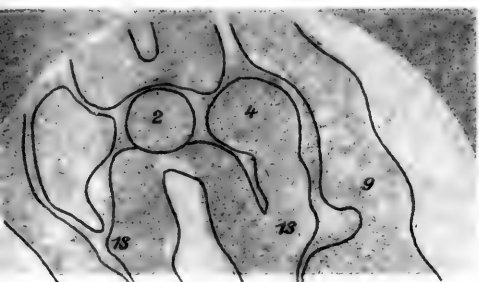
24



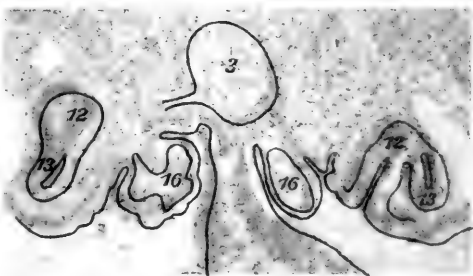
(25)



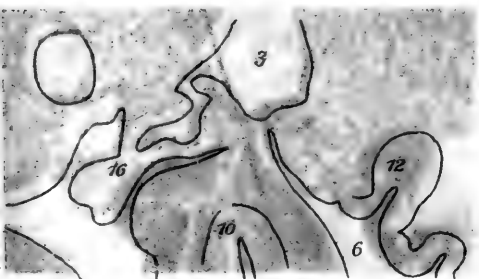
(29)



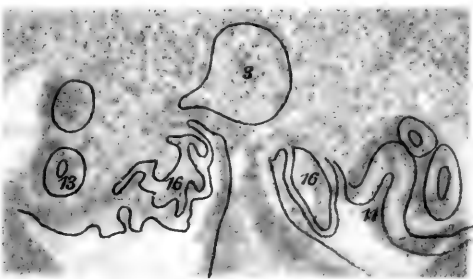
(26)



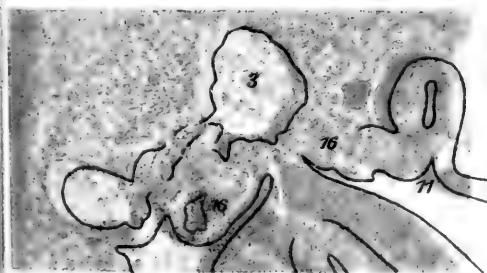
(30)



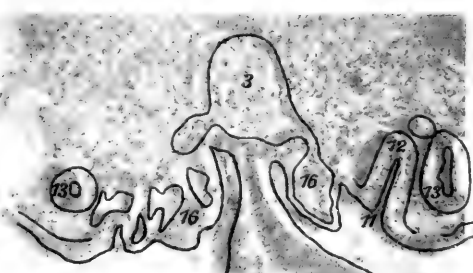
(27)



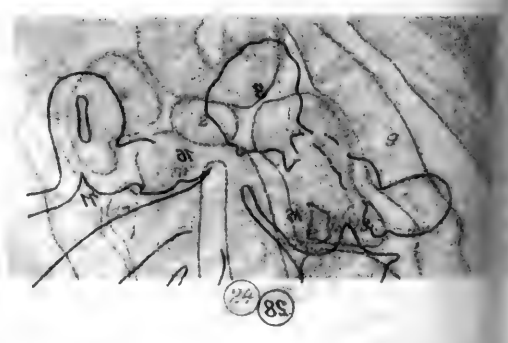
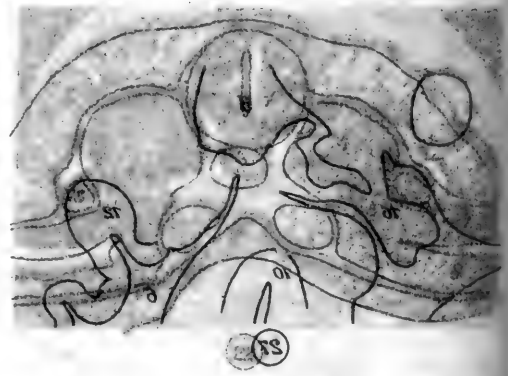
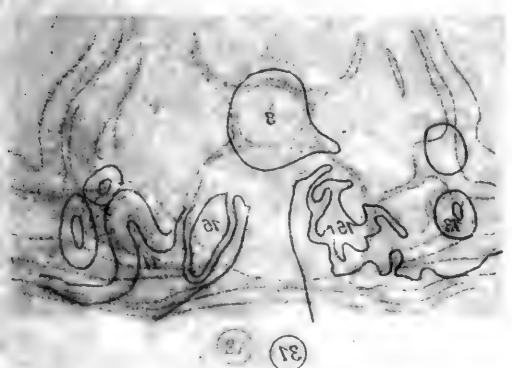
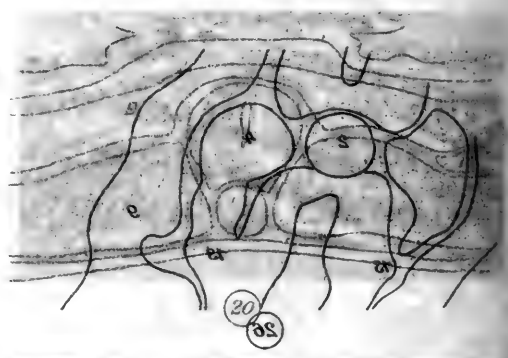
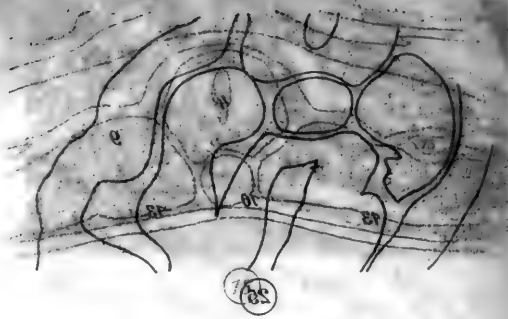
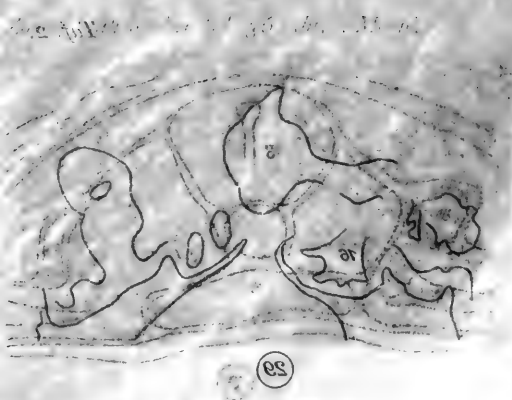
(31)



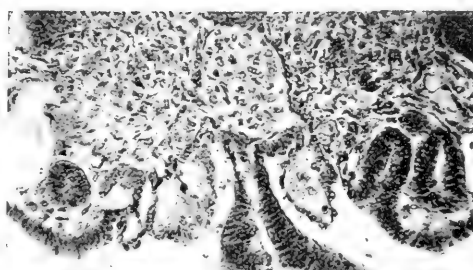
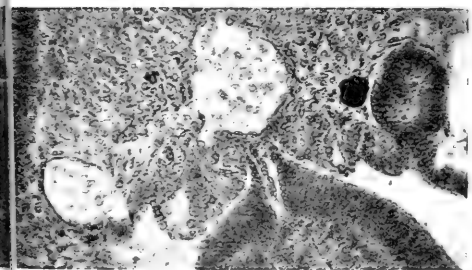
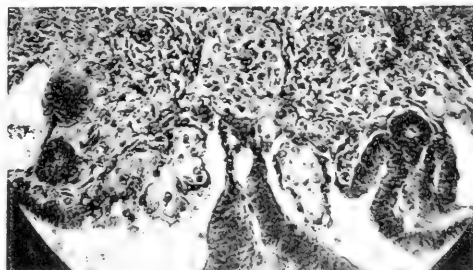
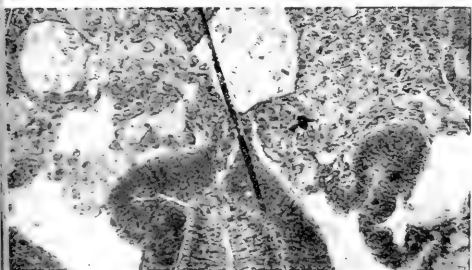
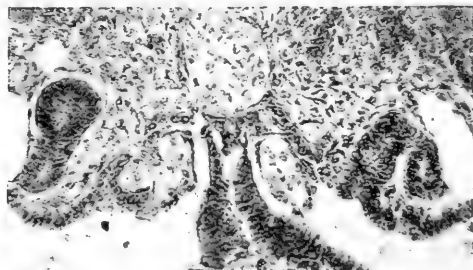
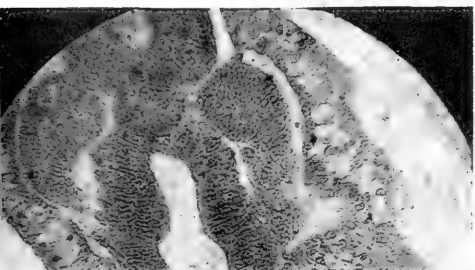
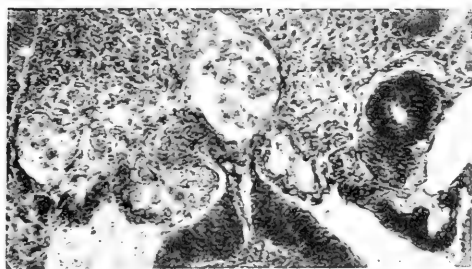
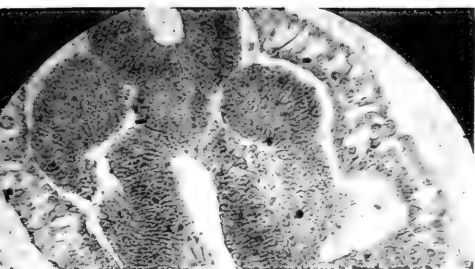
(28)



(32)



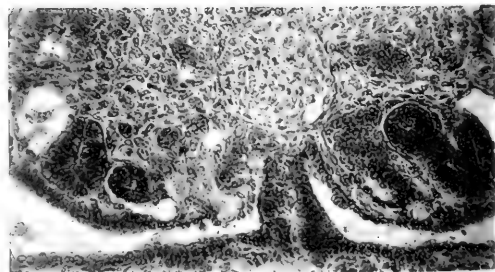
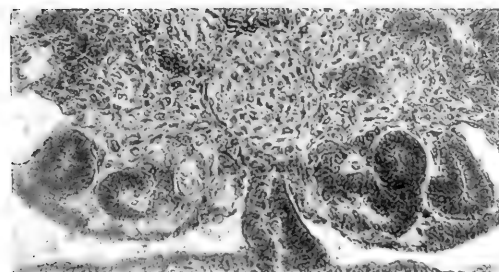
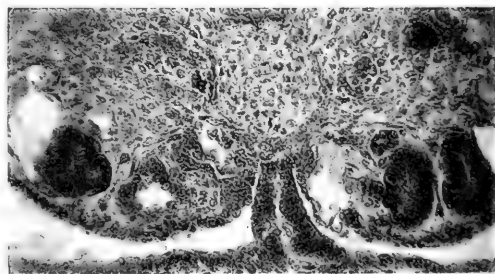
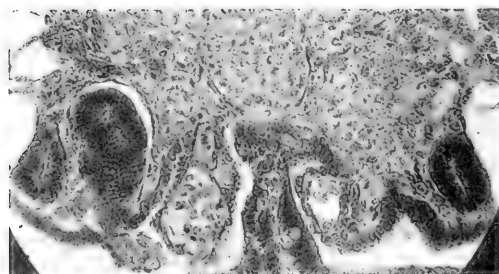
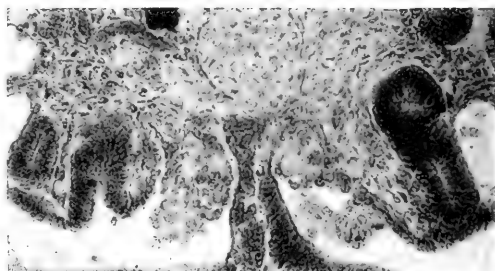
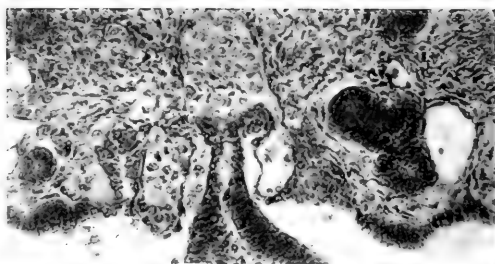
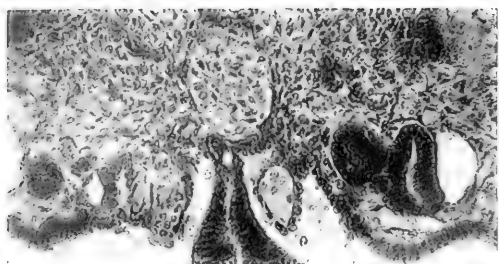


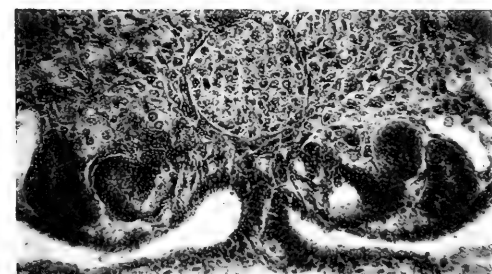
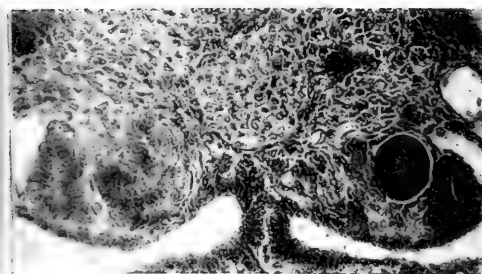
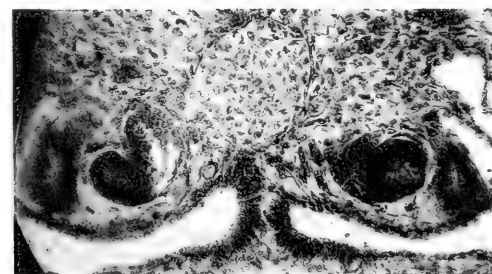
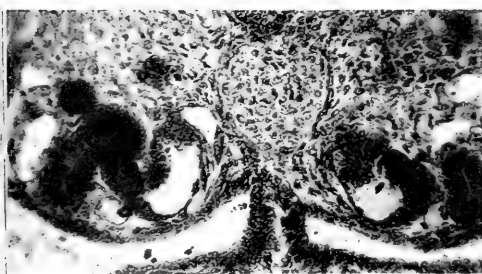
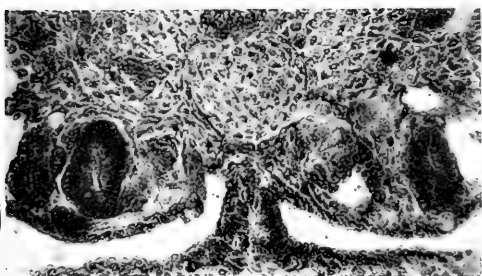
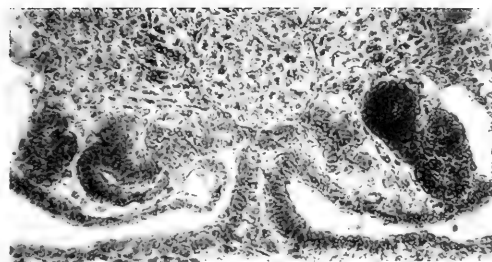
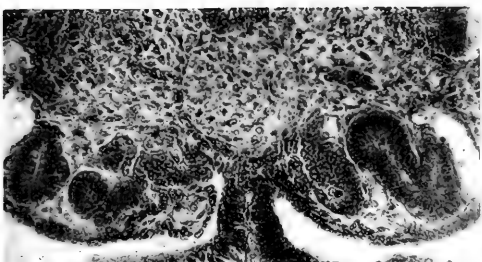


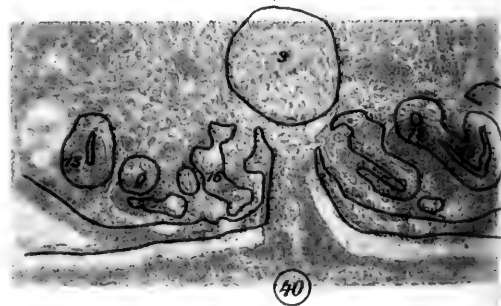
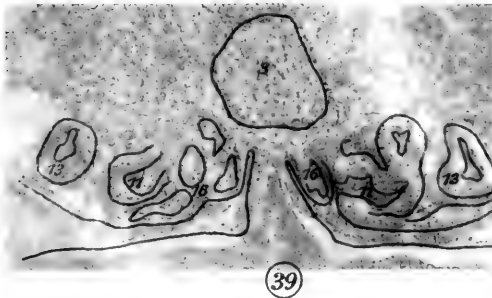
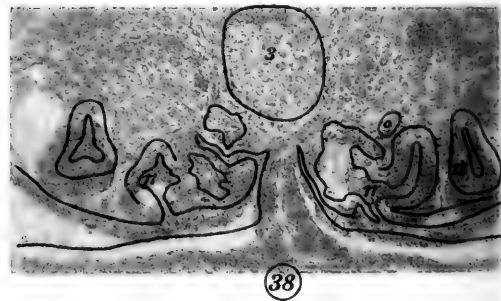
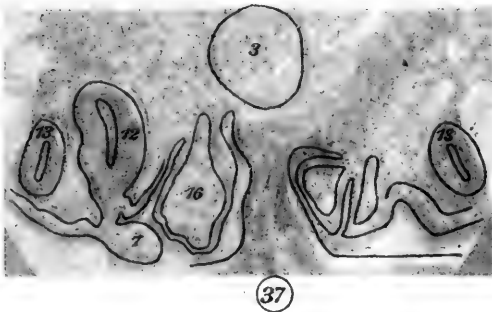
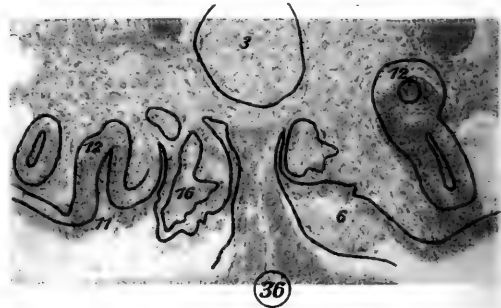
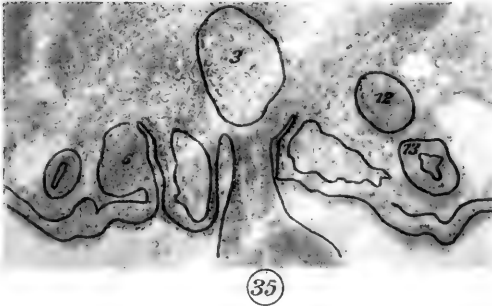
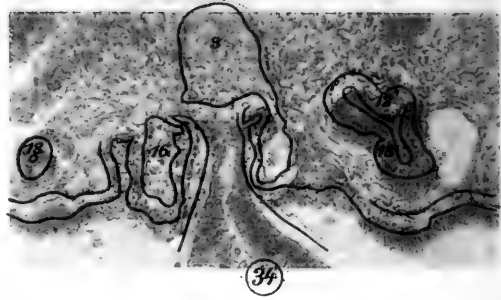
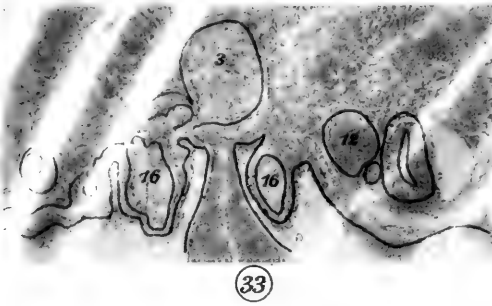


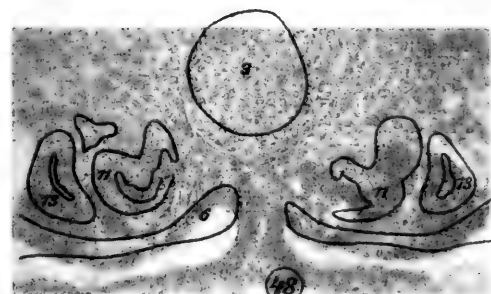
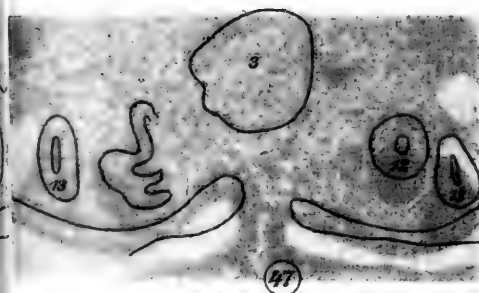
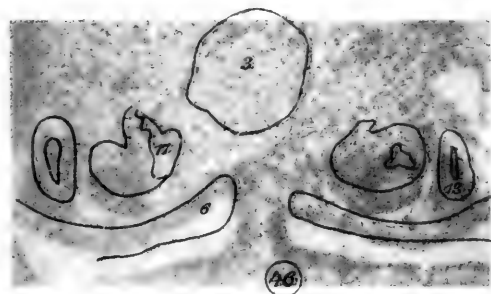
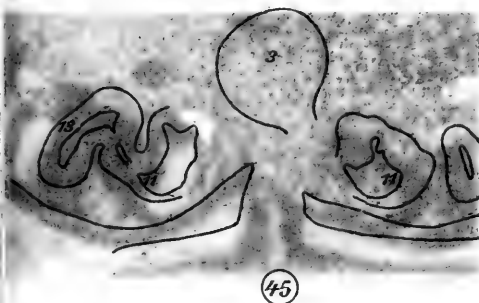
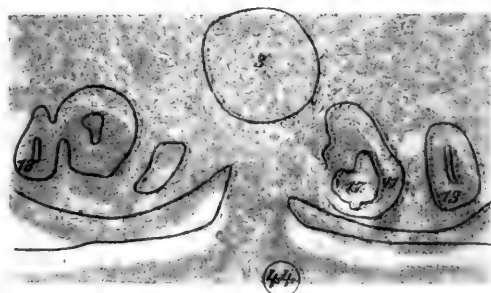
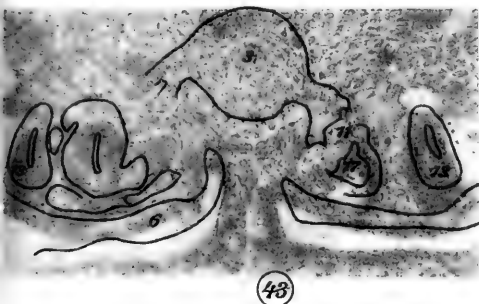
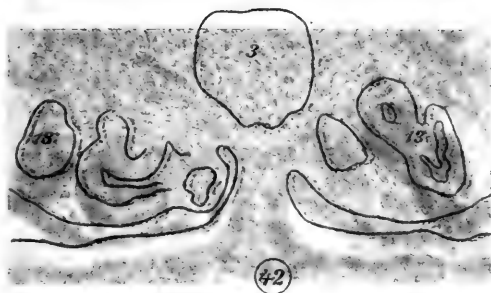
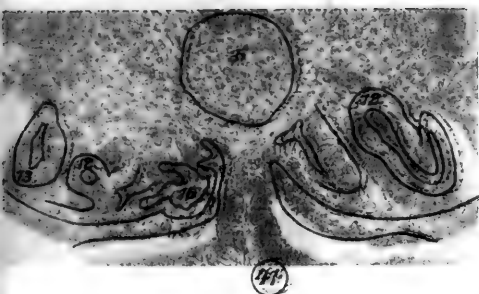


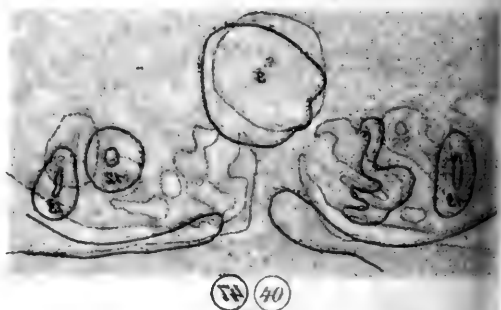
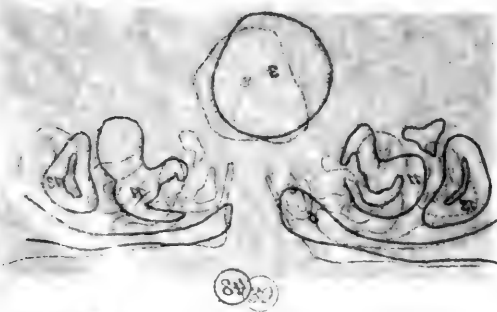
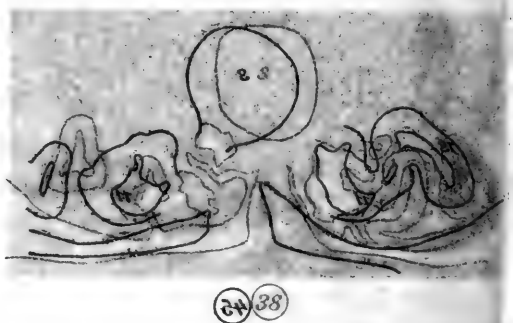
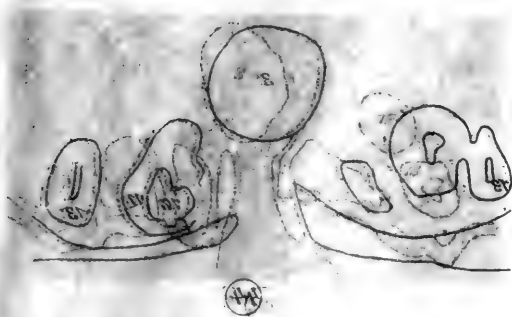
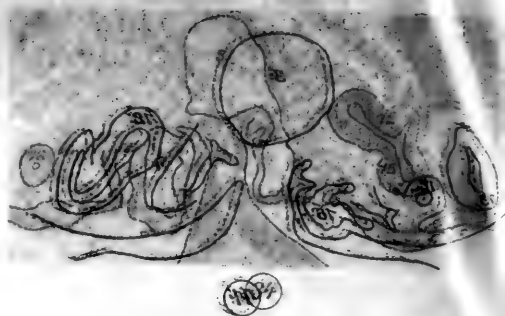




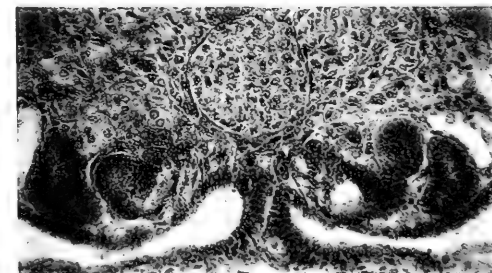
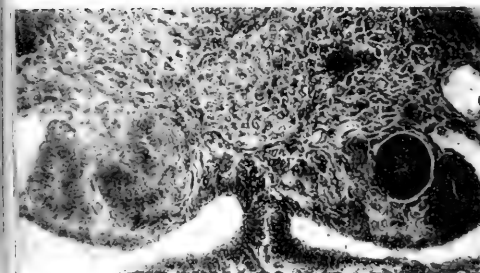
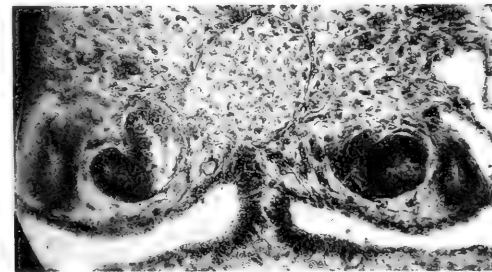
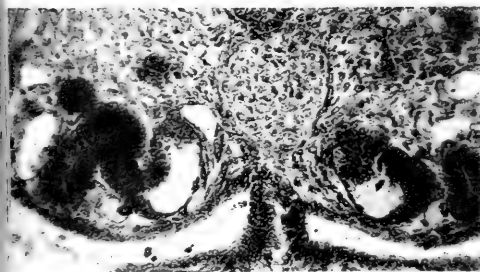
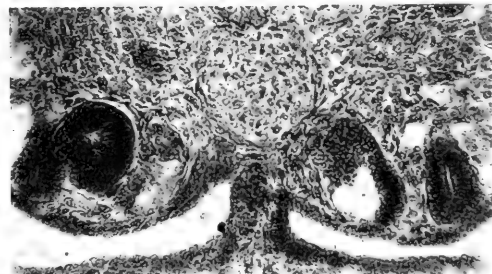
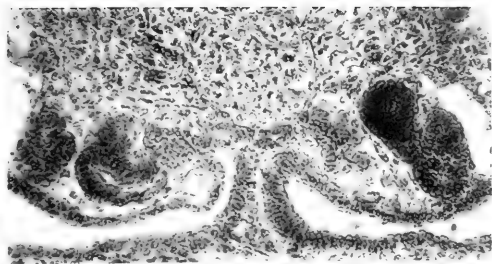
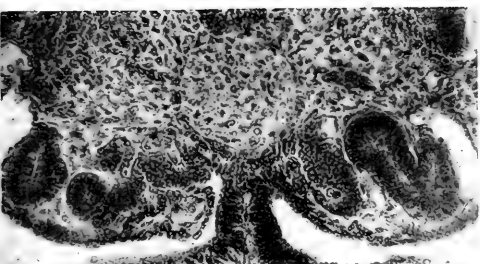






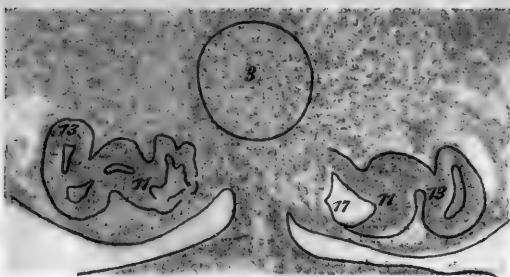




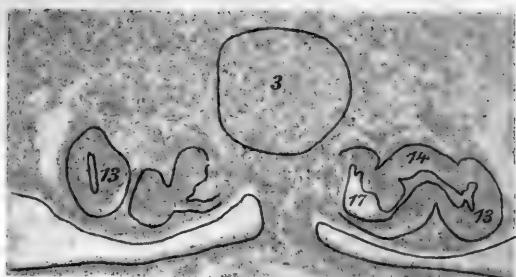




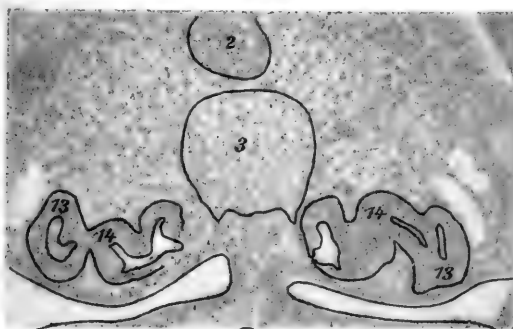




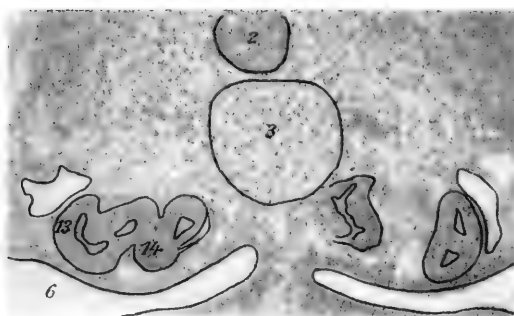
(49)



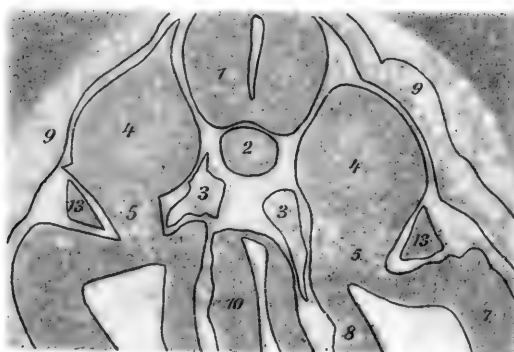
(50)



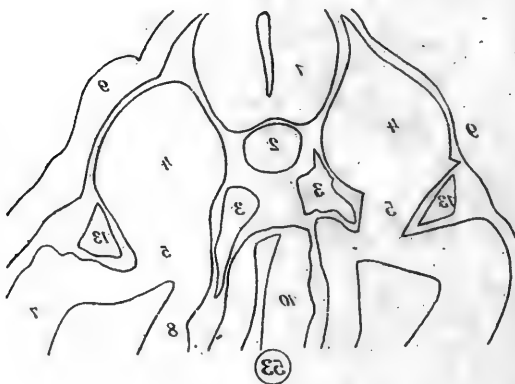
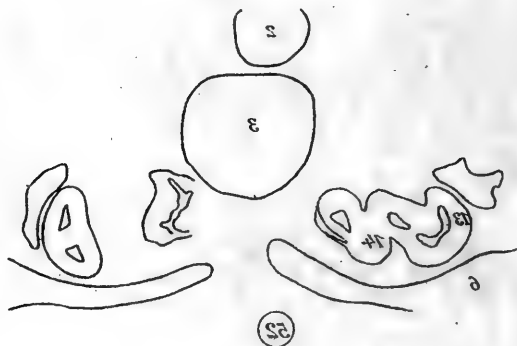
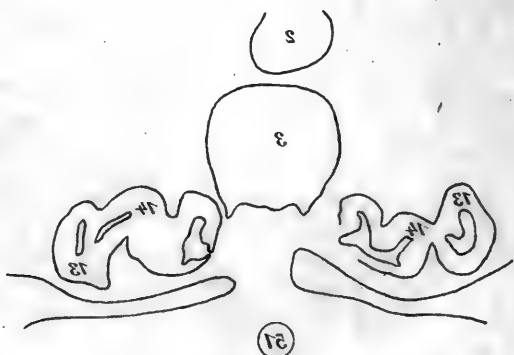
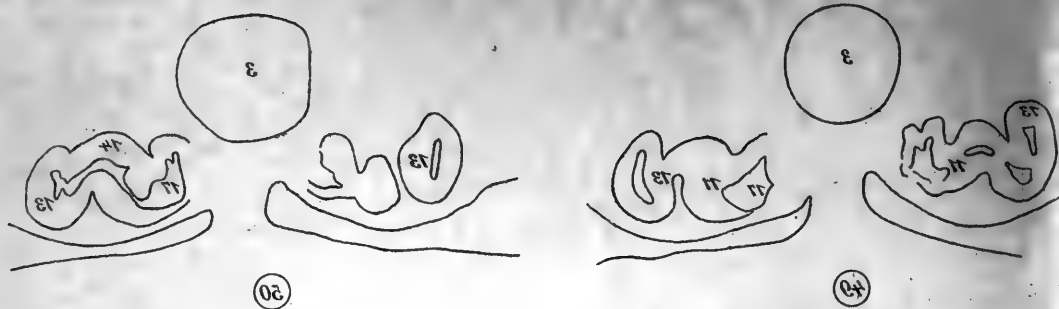
(51)

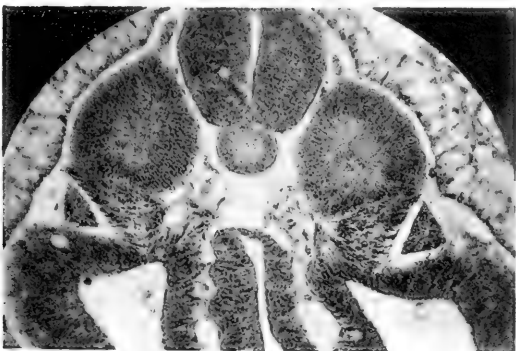
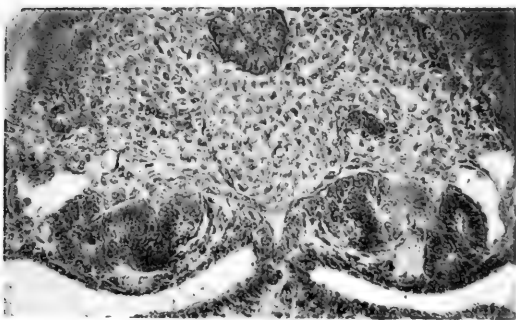
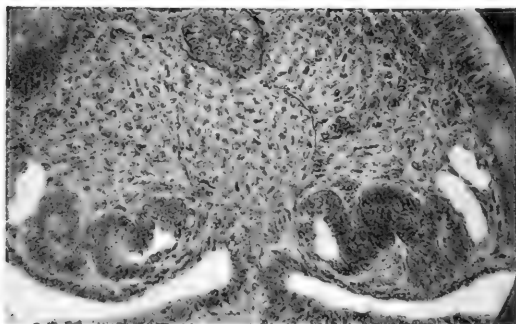
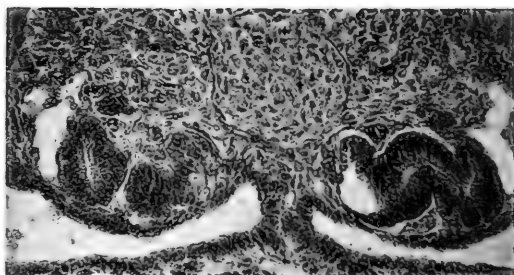
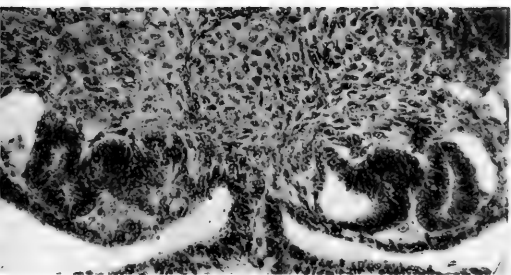


(52)



(53)

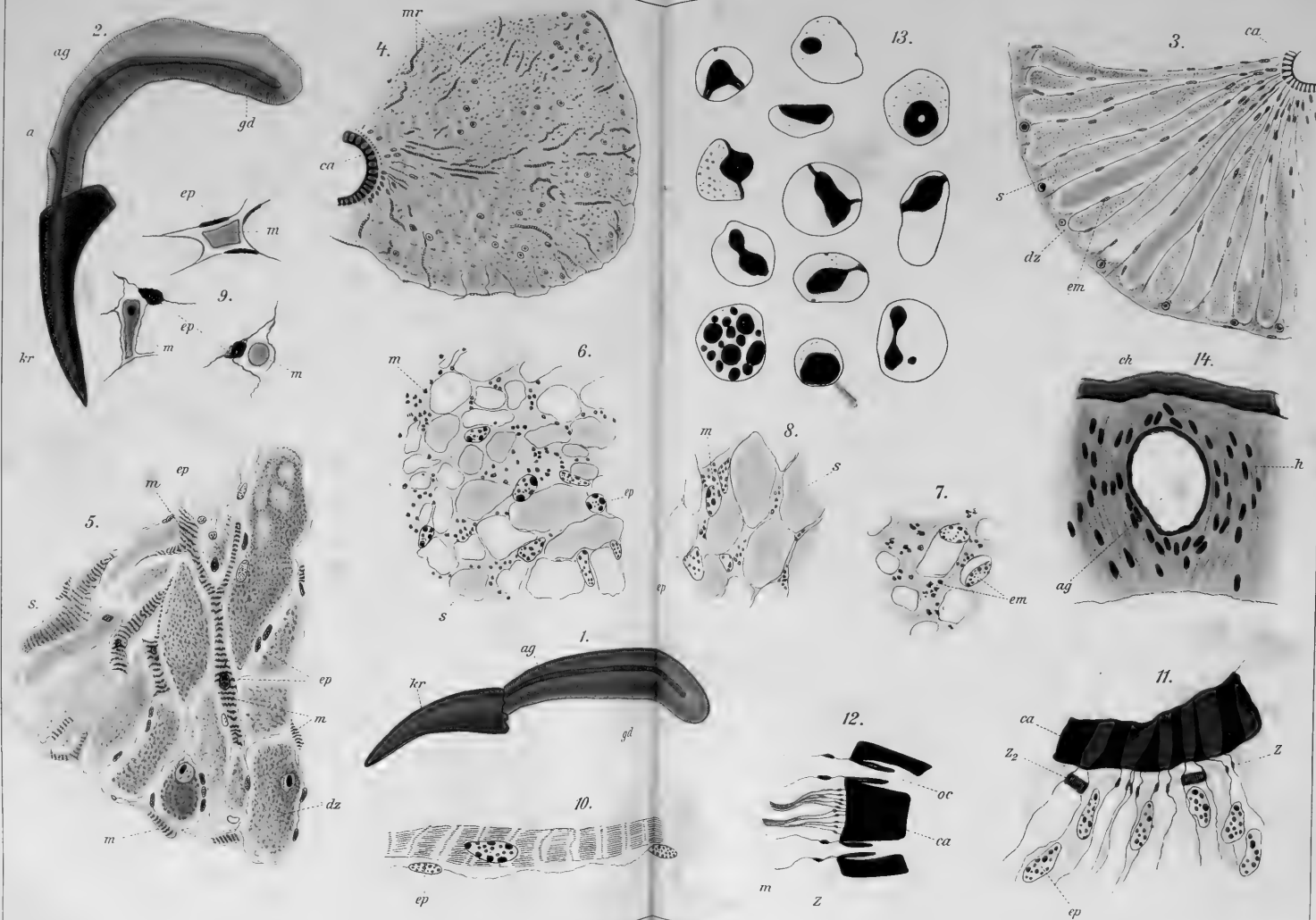










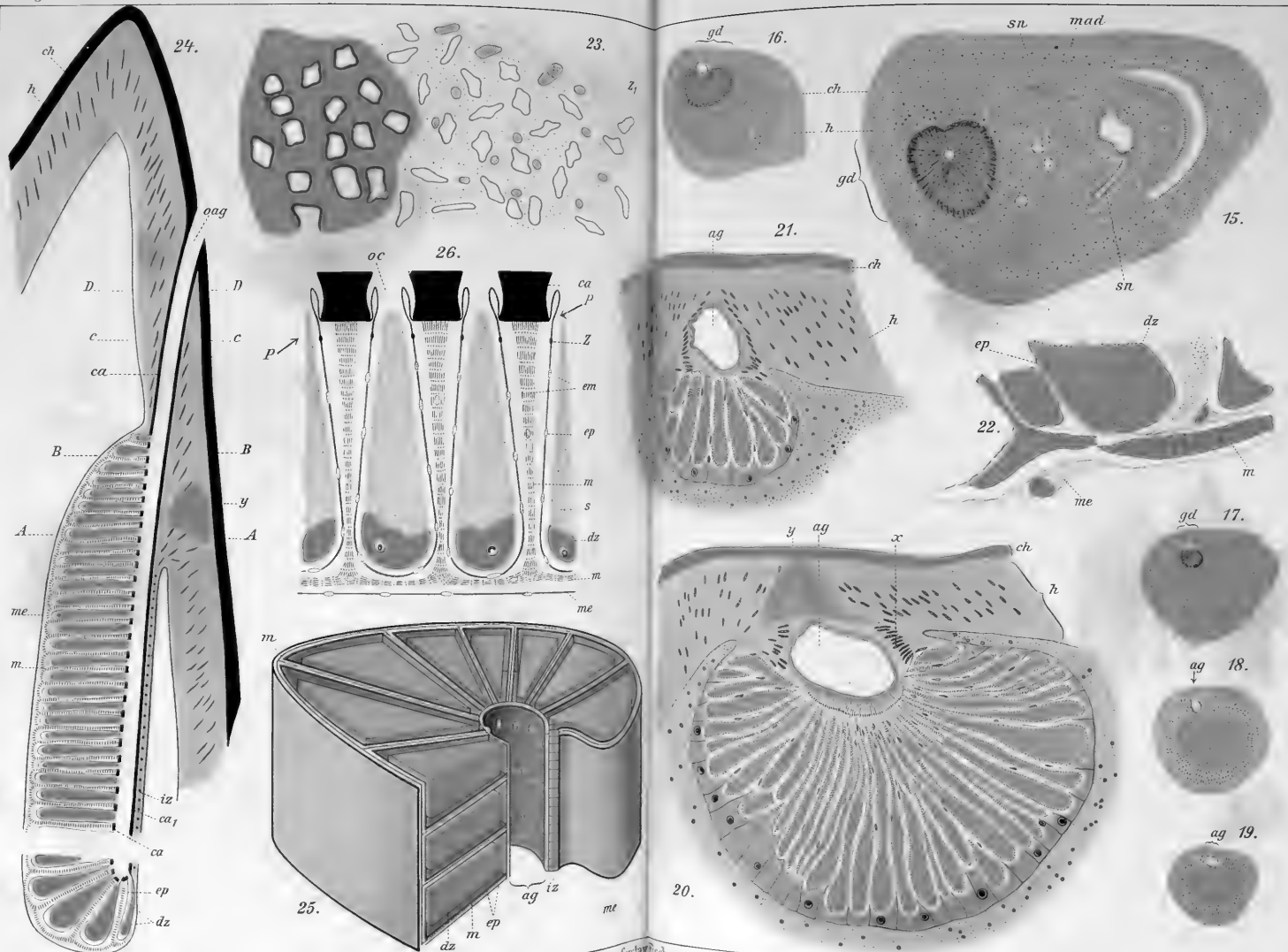










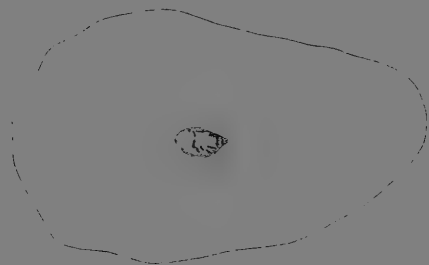




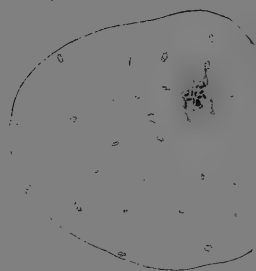




1.



2.



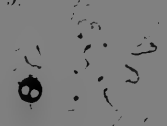
3.



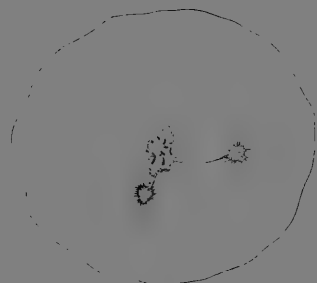
4.



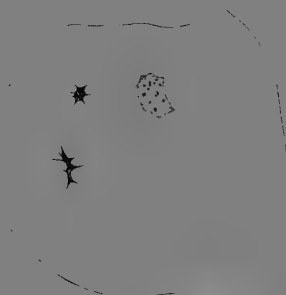
5.



8.



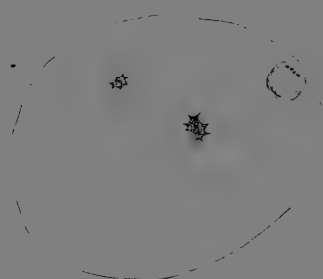
9.



10.



11.



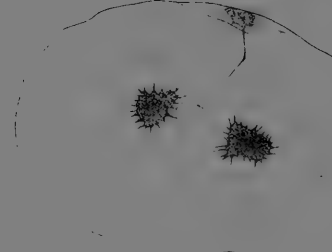
12.



13.



15.



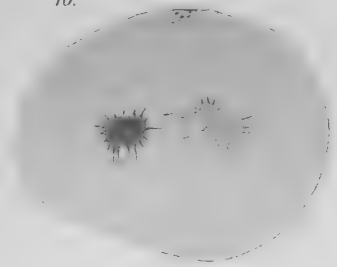




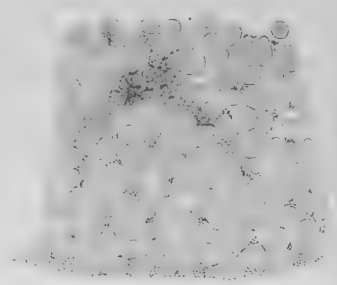




16.



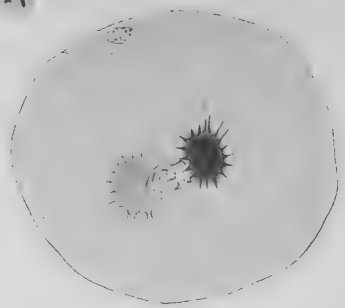
17.



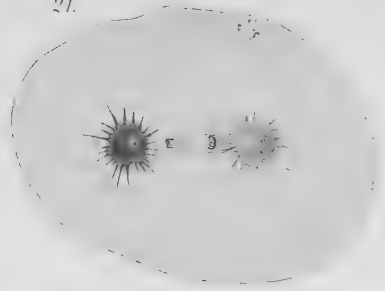
19.



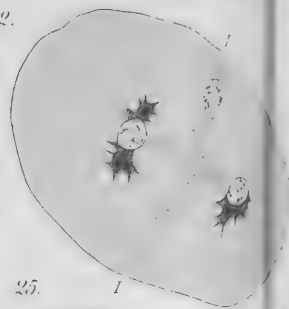
20.



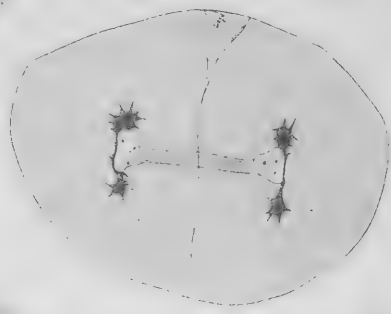
21.



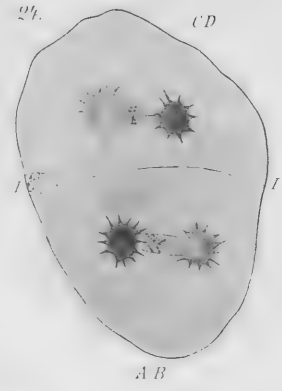
22.



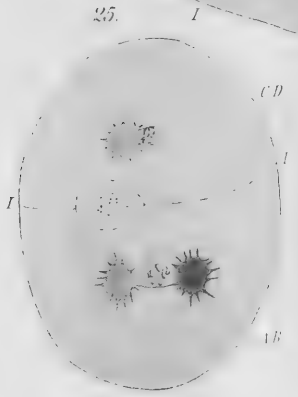
23.



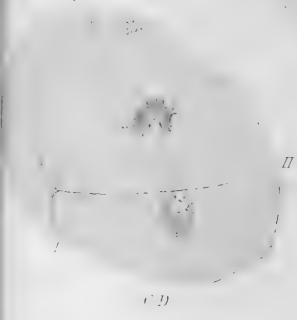
24.



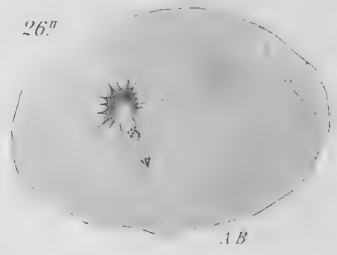
25.



26.



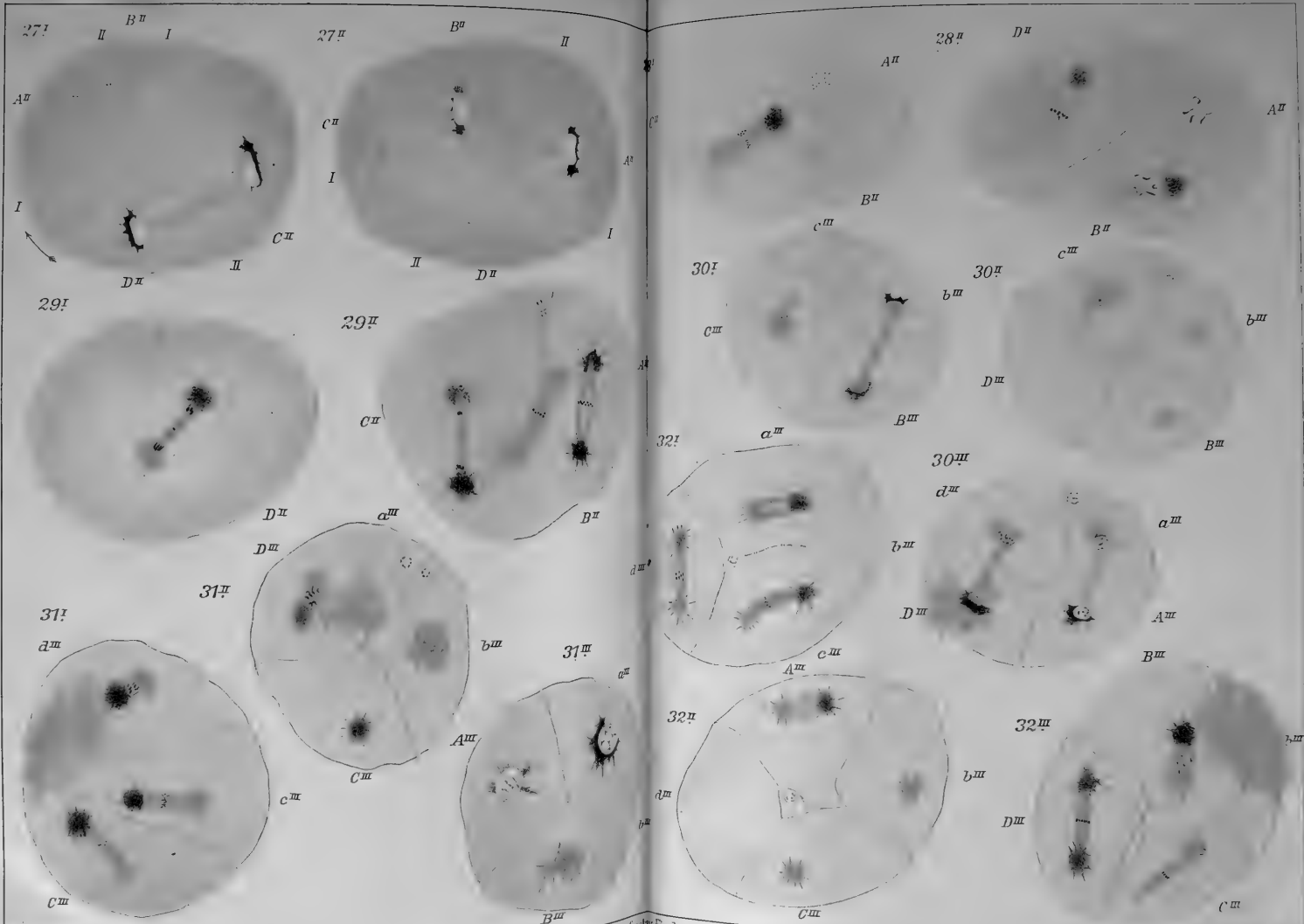
26<sup>n</sup>.









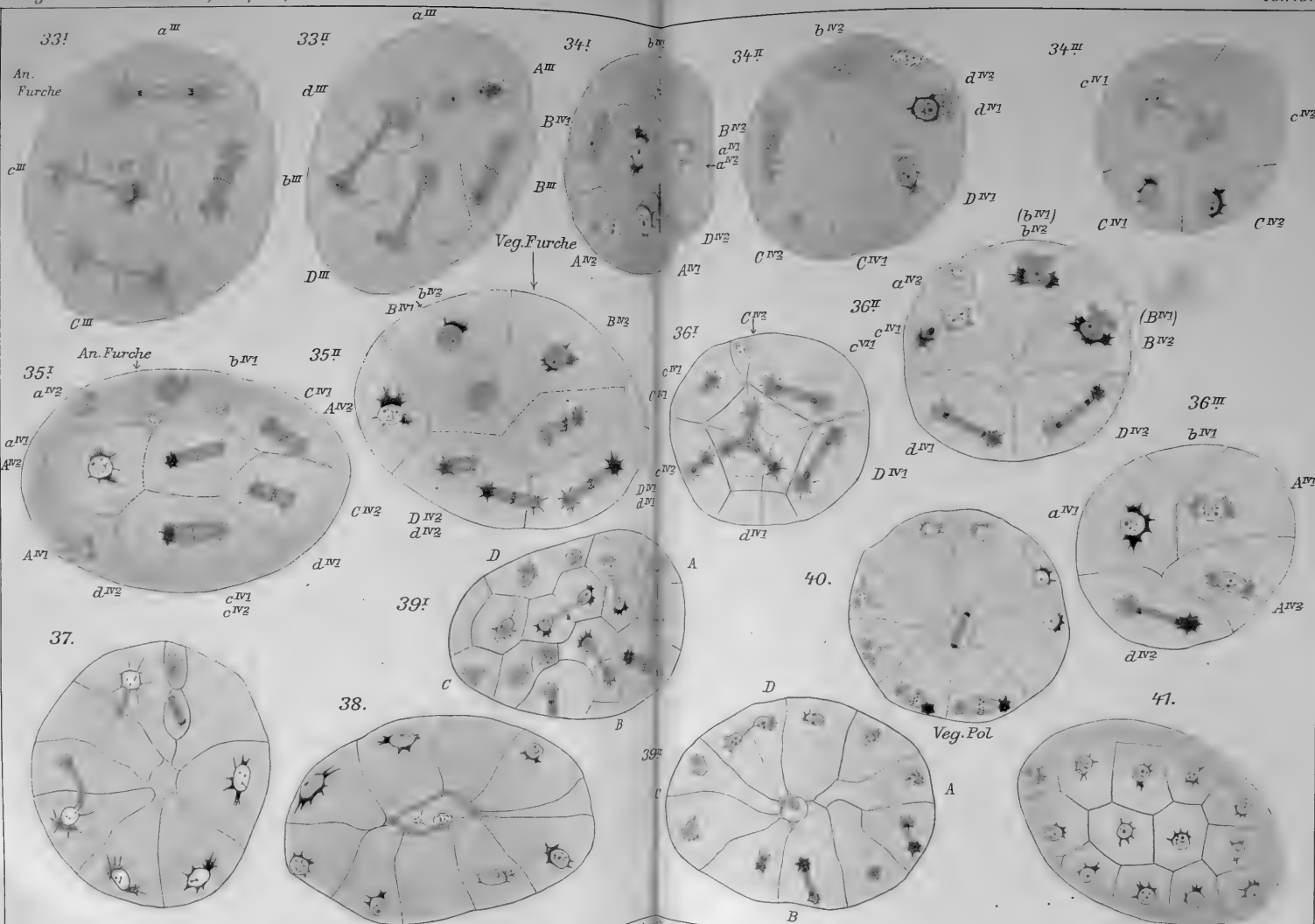








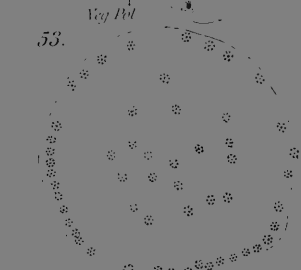
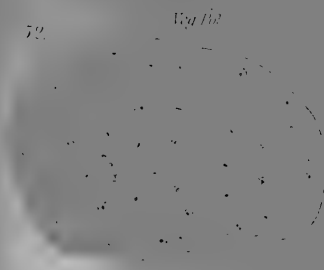
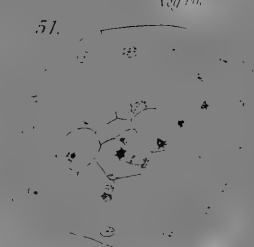
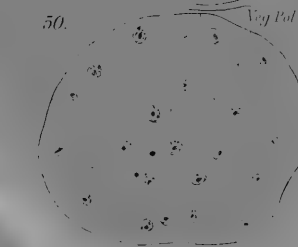
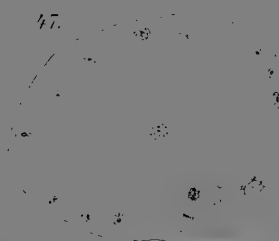
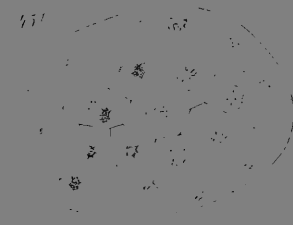
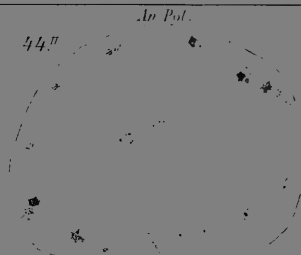
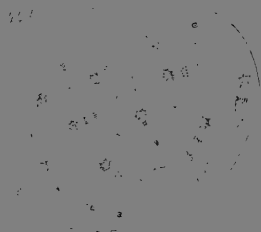
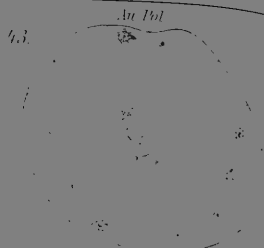












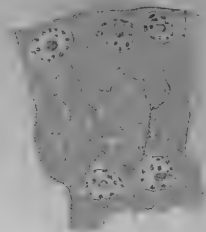






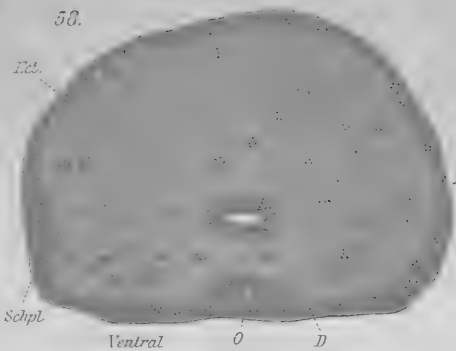


55.

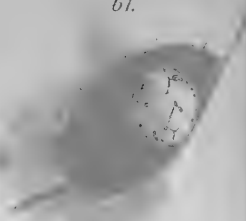


Dorsal

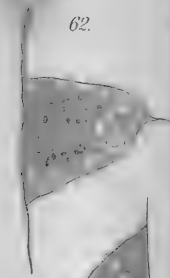
58.



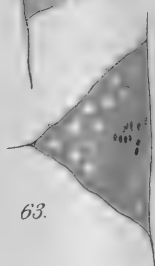
61.



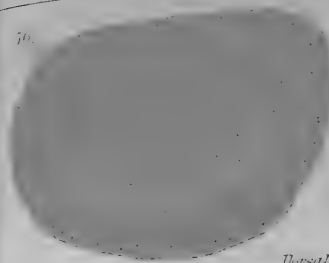
62.



63.

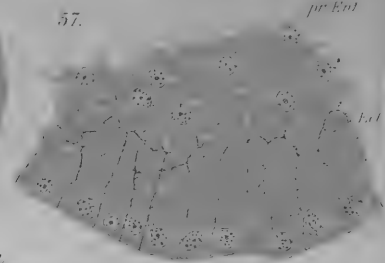


56.

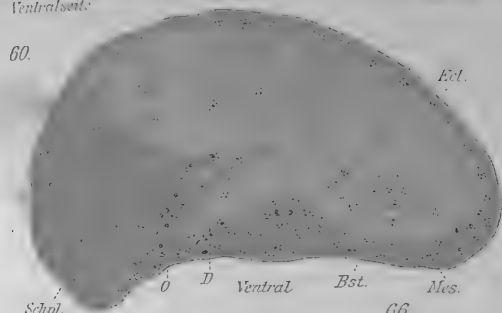


Ventralseite

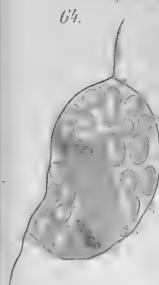
57.



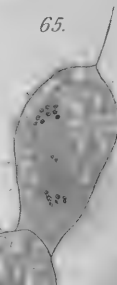
60.



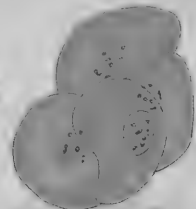
64.



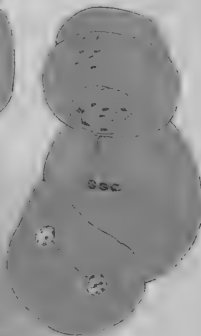
65.



66.



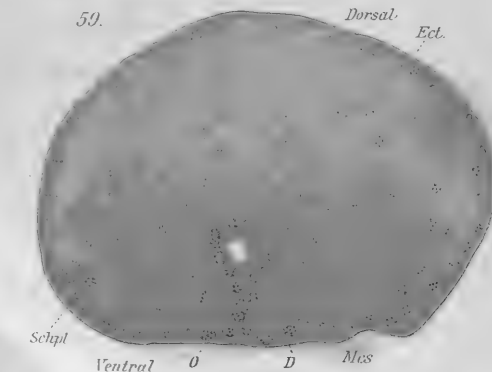
67.

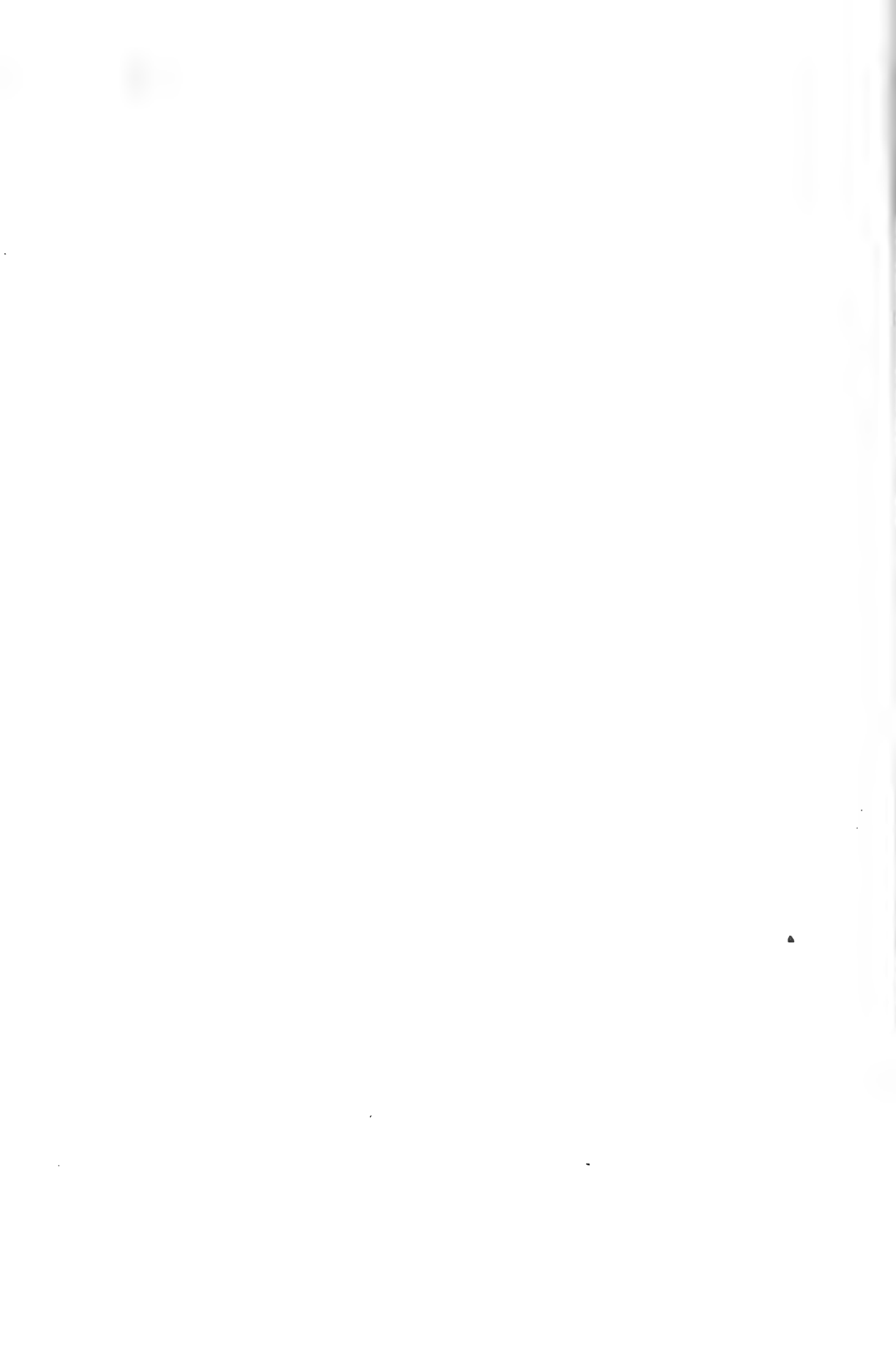


59.

Dorsal

Ect.

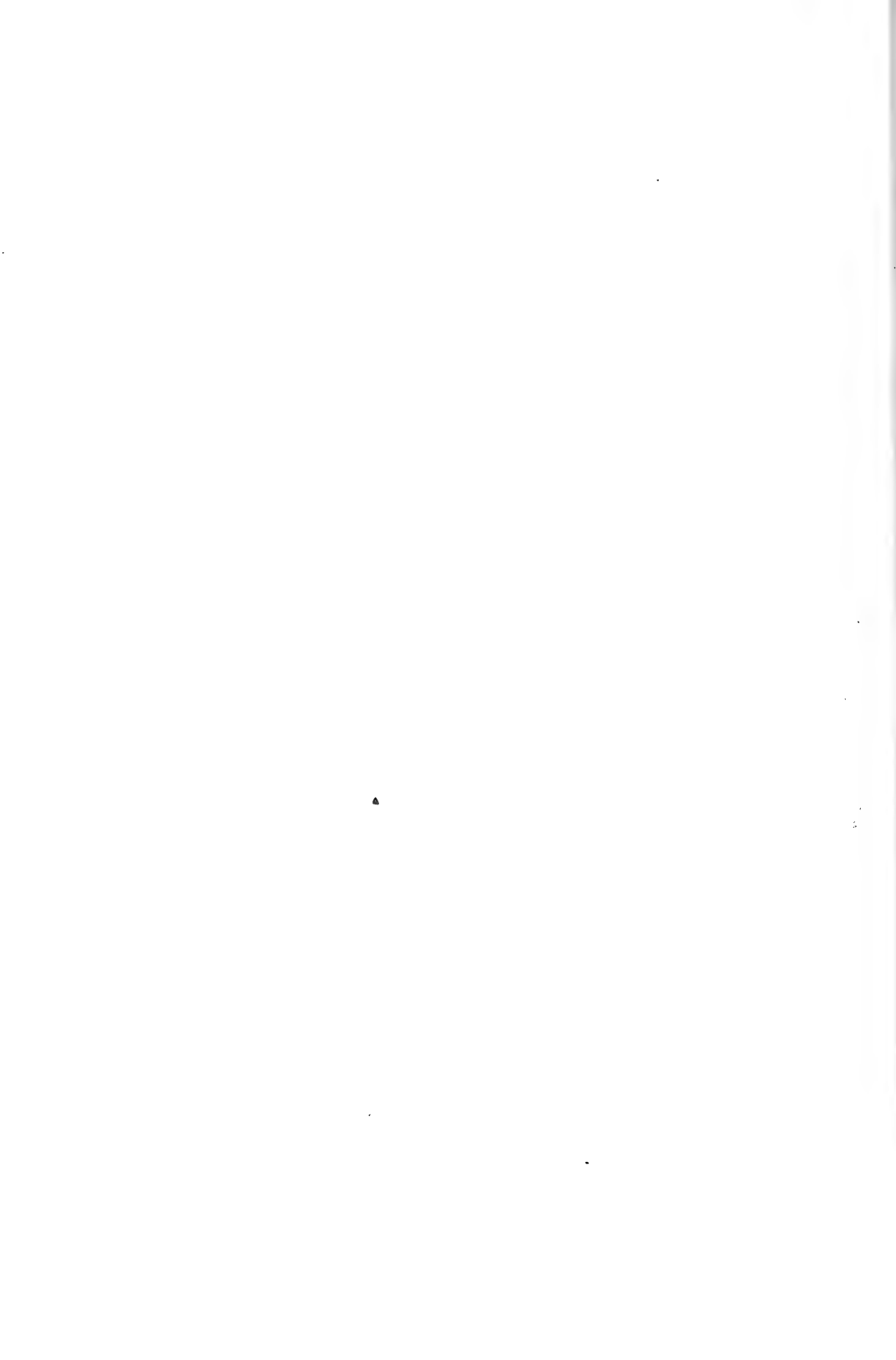










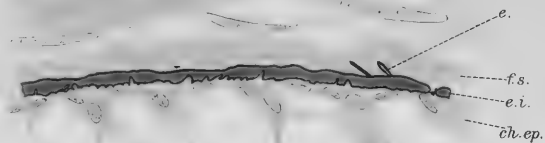




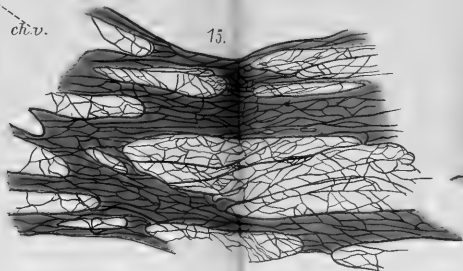




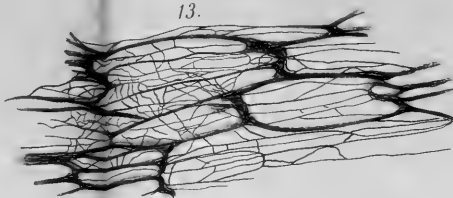
10.

~~ch.v.~~

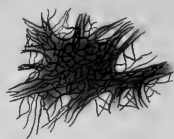
15.



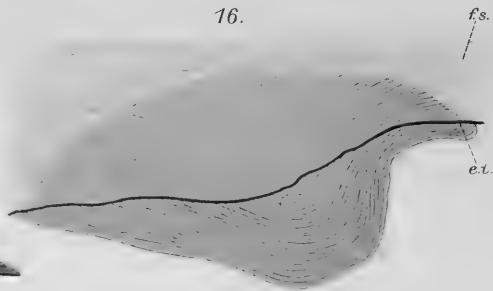
13.



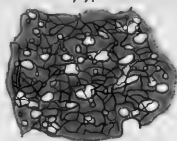
14.



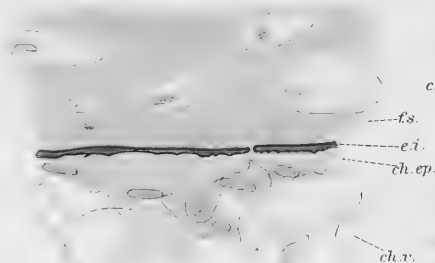
16.



11.



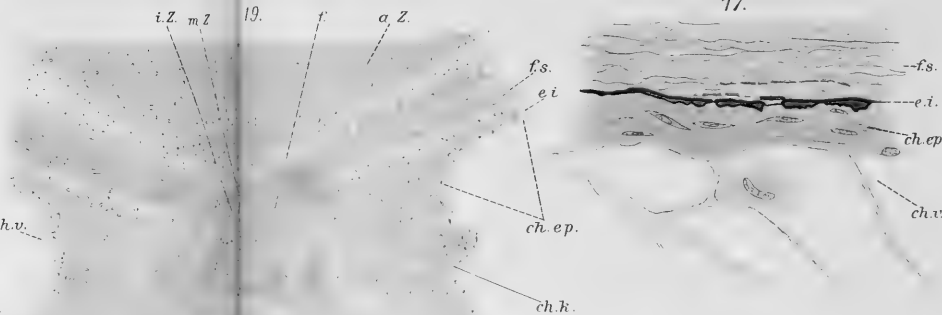
12.

 $i.Z. \quad mZ$ 

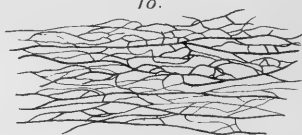
19.

 $\alpha Z$ 

17.



18.





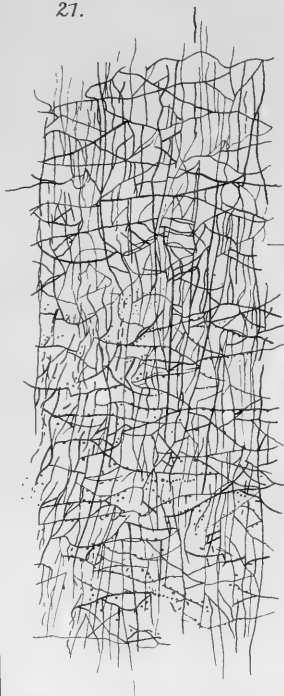




22.

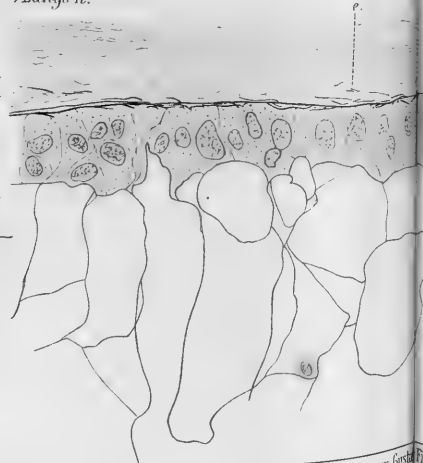


21.



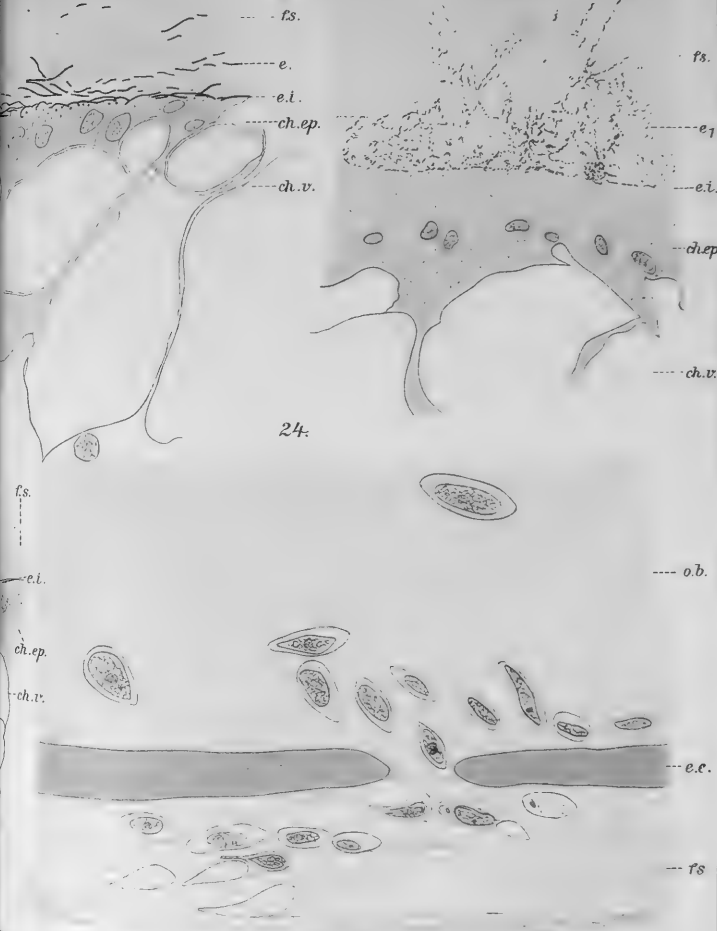
→ Längs R.

23.



Verlag von Gustav Fischer u. Jena

25.

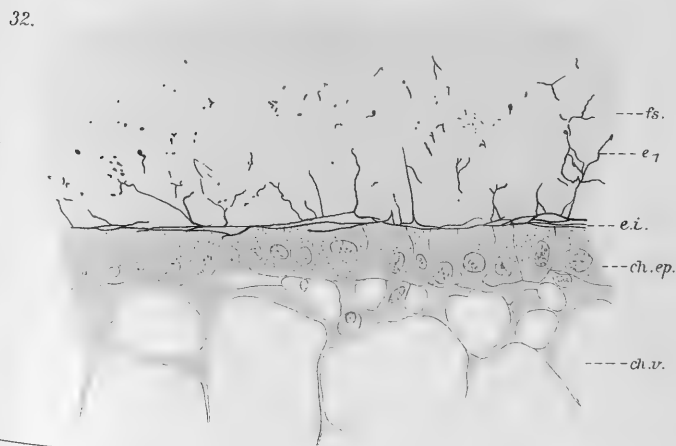
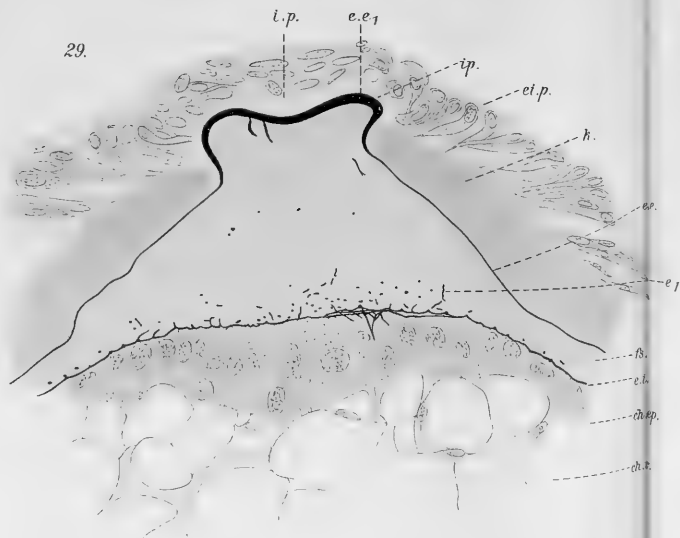
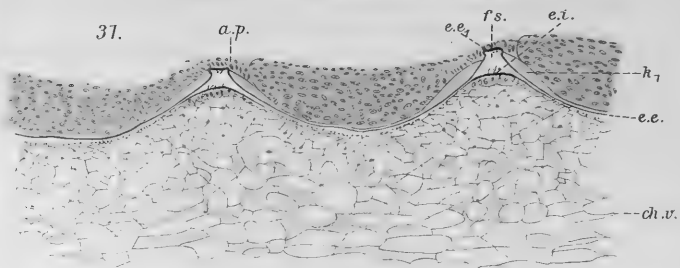
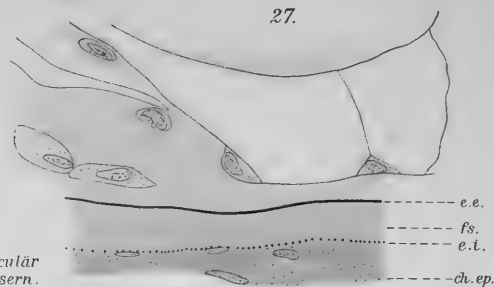
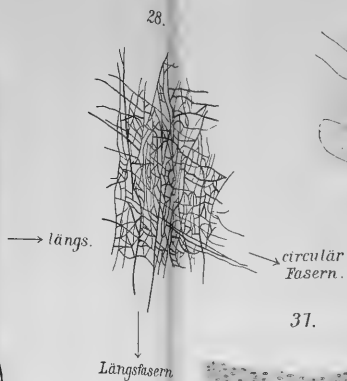
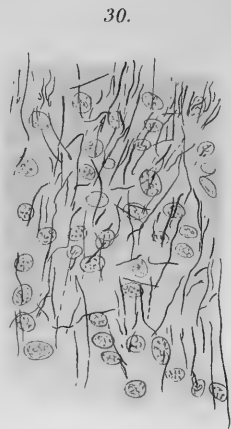
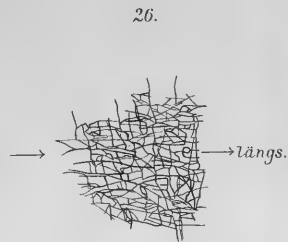


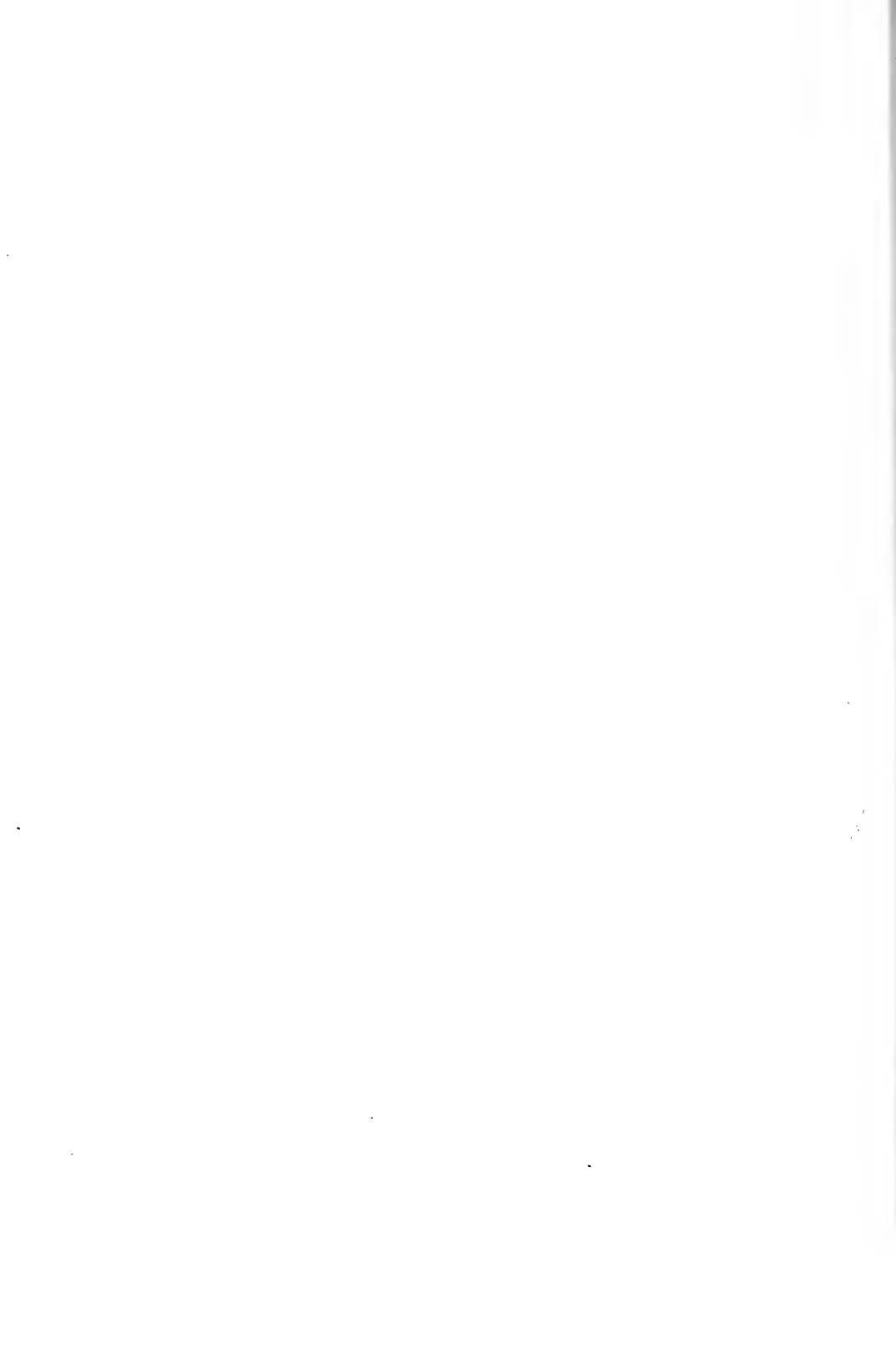








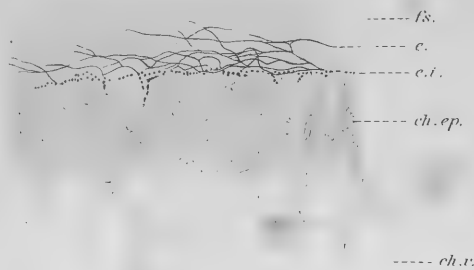




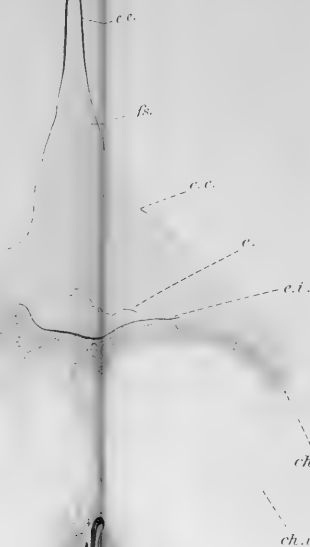




33.



35.



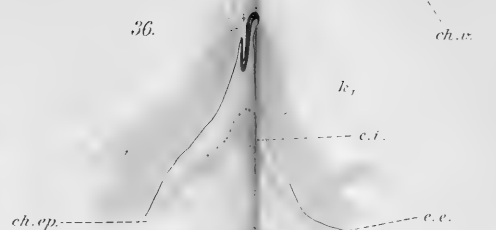
34.



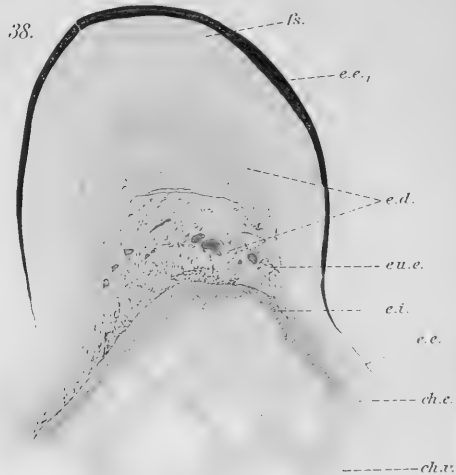
37.



36.



38.



39.

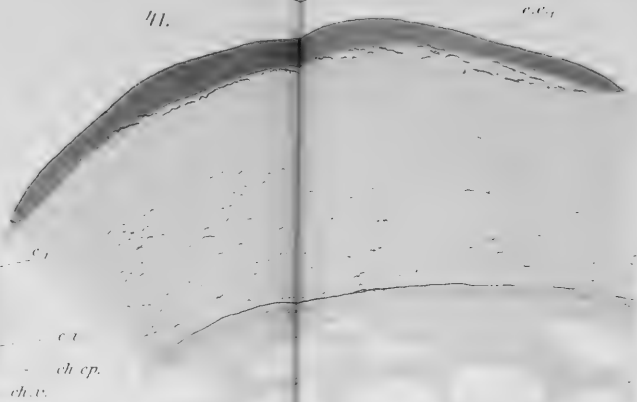
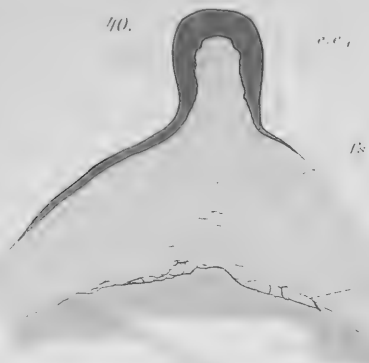












e.e.

fs

e

ch.cp.

ch.v.

43.



fs

e

e.e.

e.t

ch.cp.

ch.v.

42.



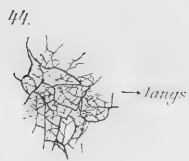
e.e.

fs

e

ch.cp.

ch.v.



47.



sch.

e.e.

fs

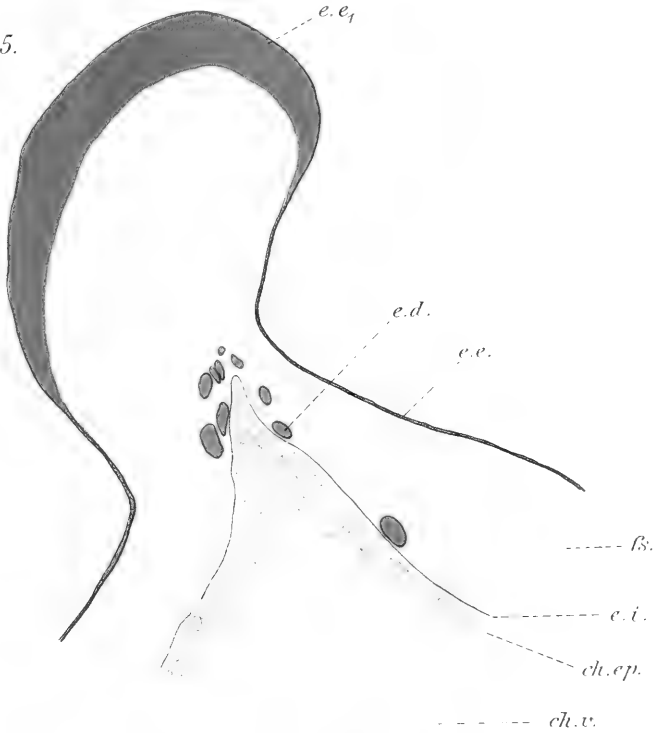
p.

ch.cp.

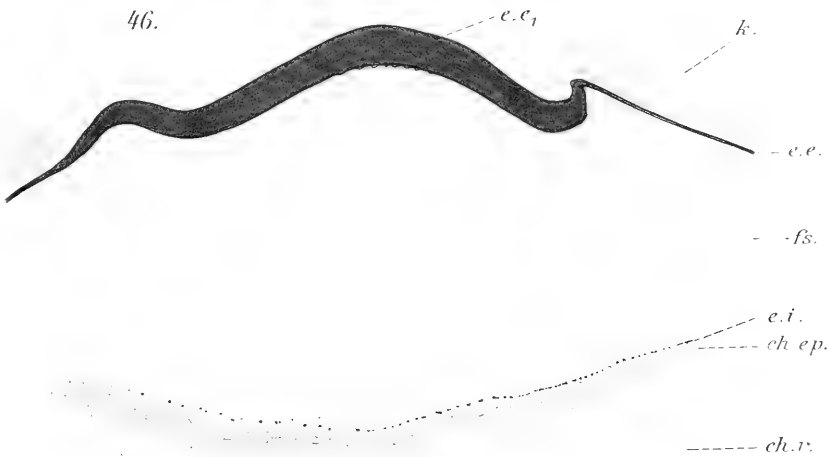
ch.v.



45.



46.











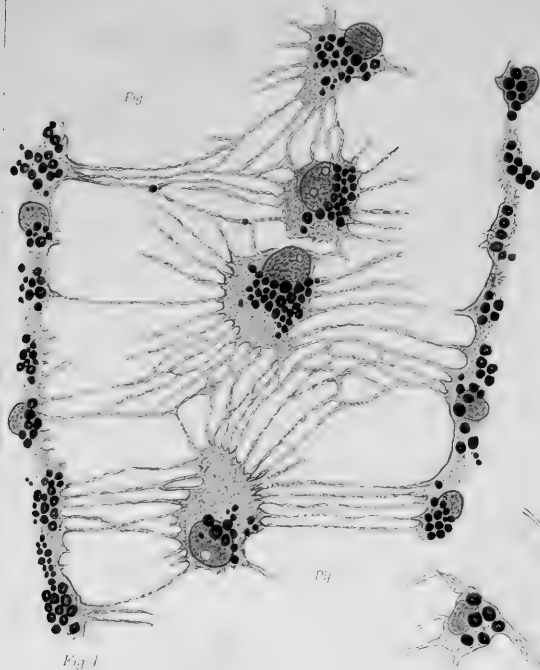


Fig. 1

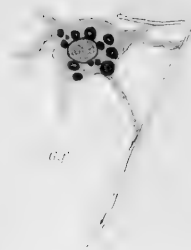


Fig. 6



Glf

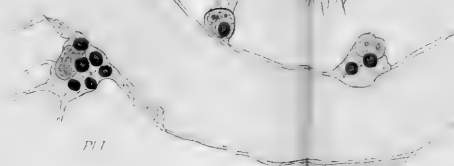


Fig. 5

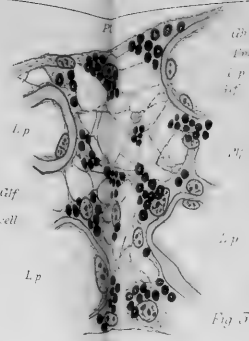


Fig. 3



Fig. 8

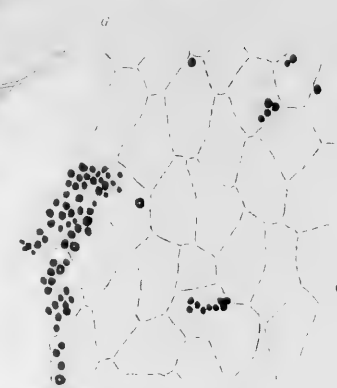


Fig. 9

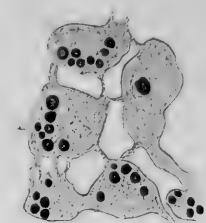


Fig. 2

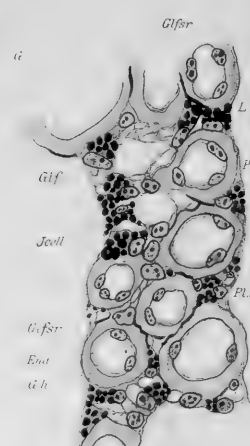


Fig. 4

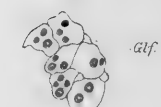


Fig. 10









Fig. 12.

Fig. 11.

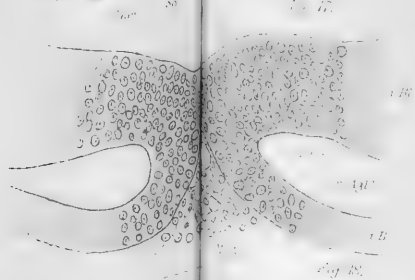


Fig. 13.

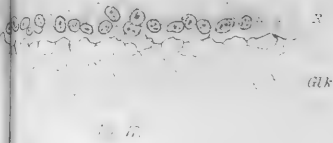


Fig. 14.

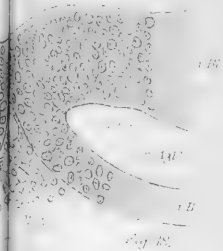


Fig. 15.



Fig. 16.

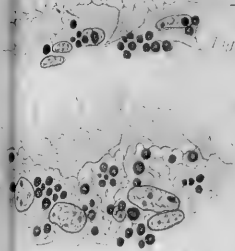


Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.

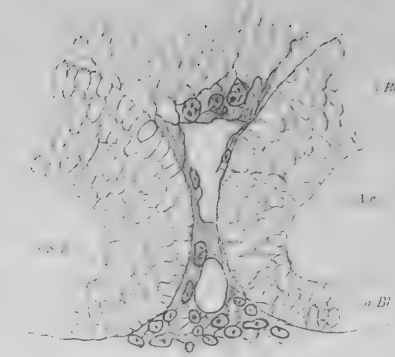


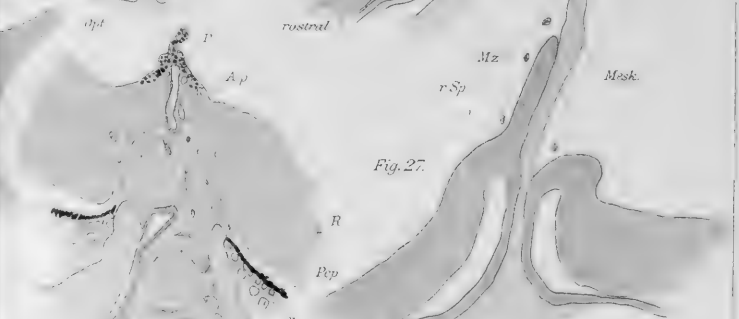
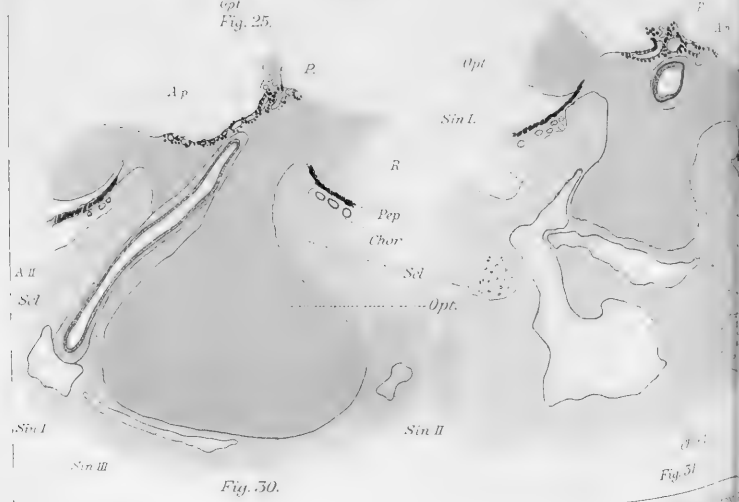
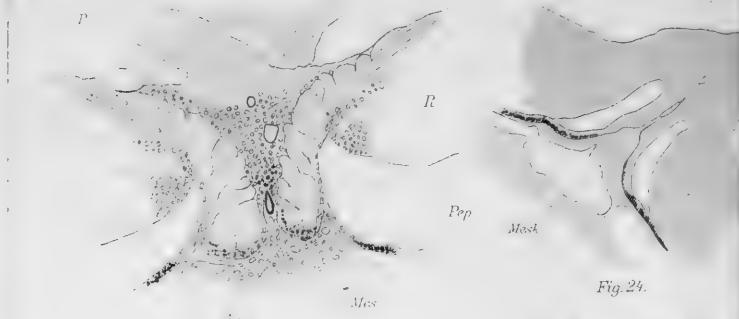
Fig. 20.



























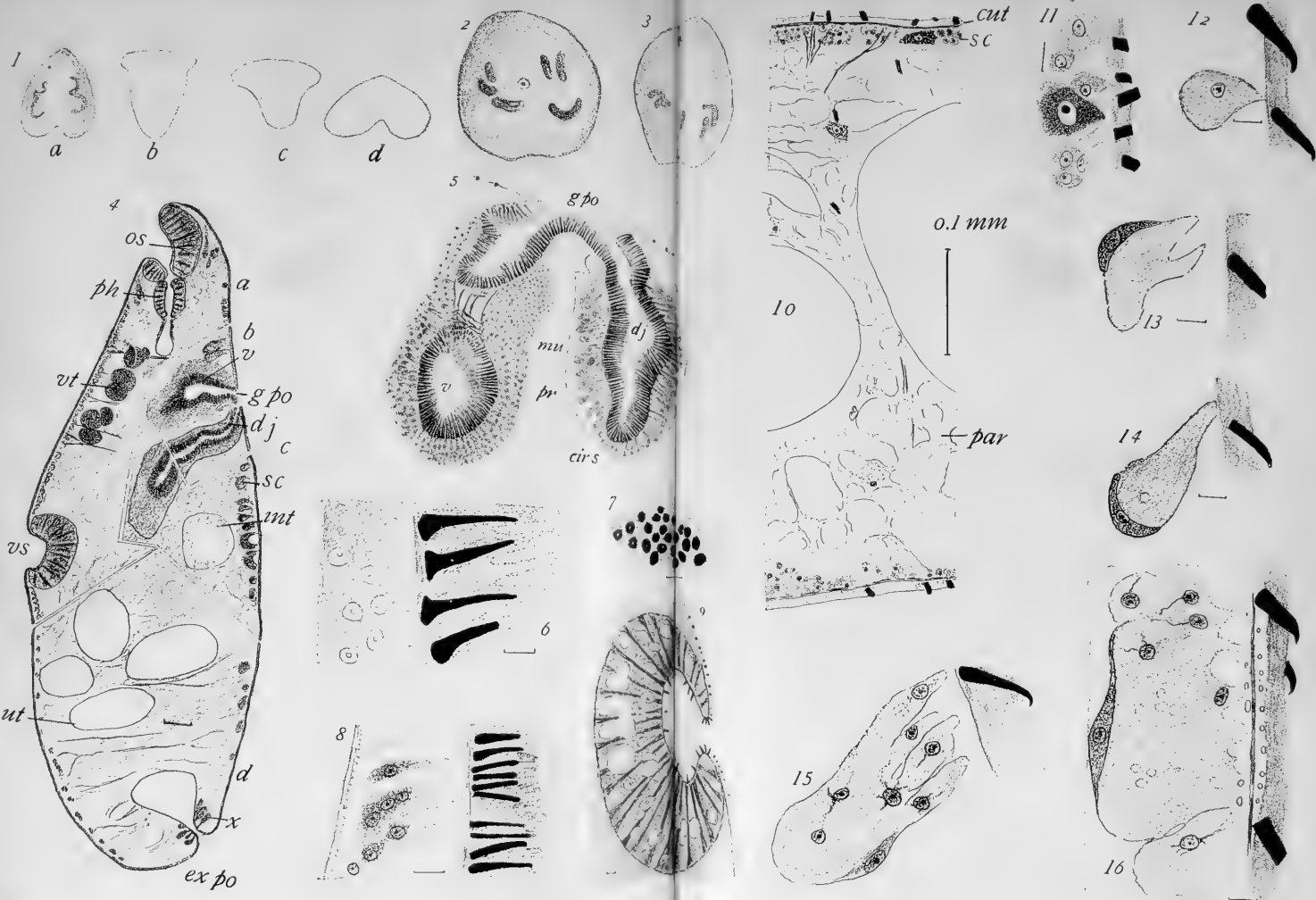






Fig. 1.

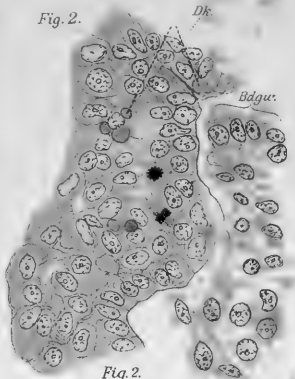


Fig. 2.

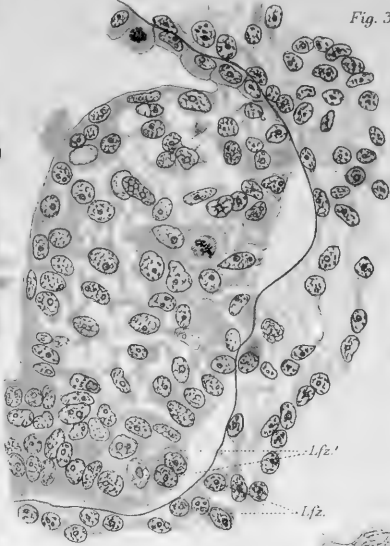


Fig. 3.

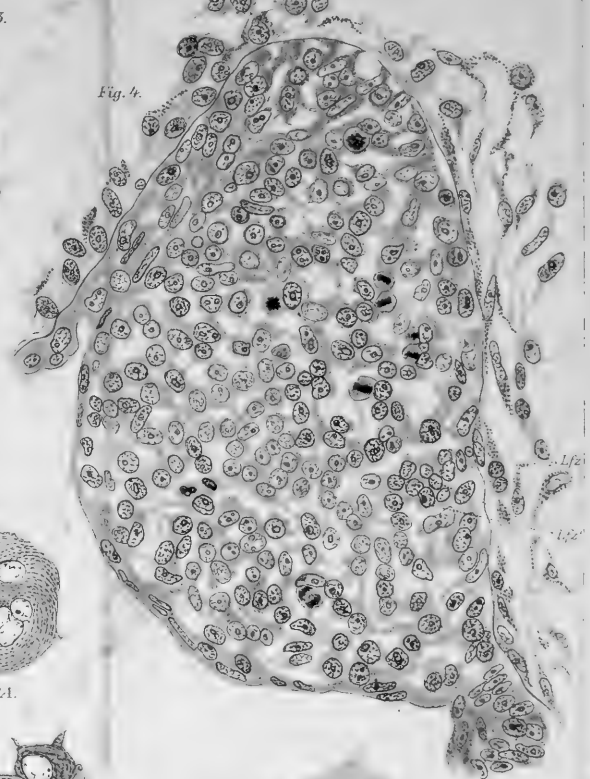


Fig. 4.

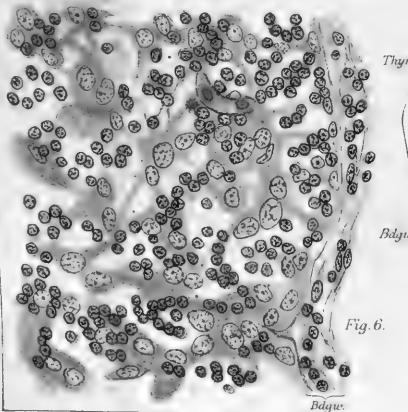


Fig. 6.

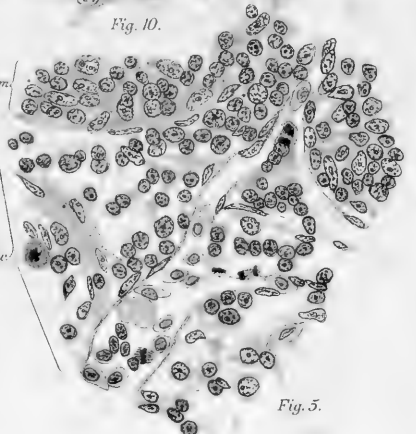


Fig. 10.

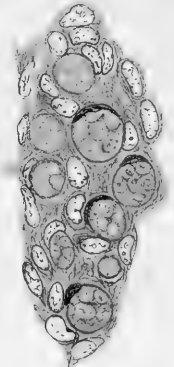


Fig. 7.

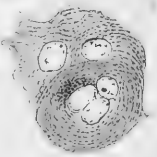


Fig. 8A.

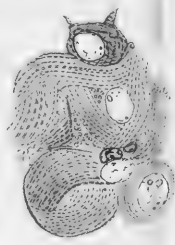


Fig. 8B.

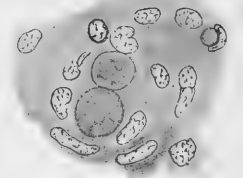


Fig. 9.







Bäque

Thym

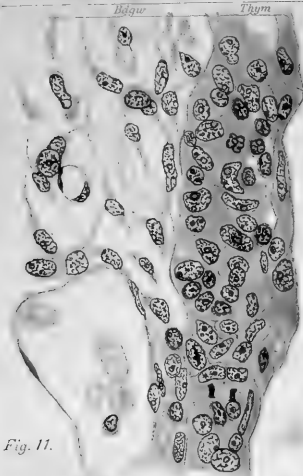


Fig. 11.



Fig. 13.

Blut

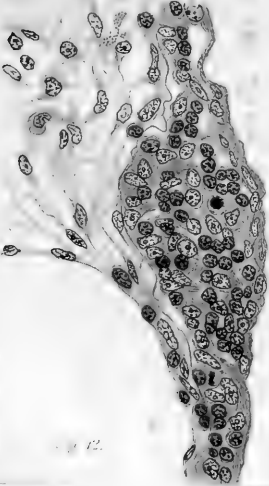


Fig. 12.

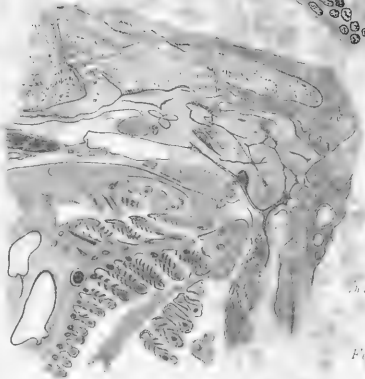


Fig. 14.









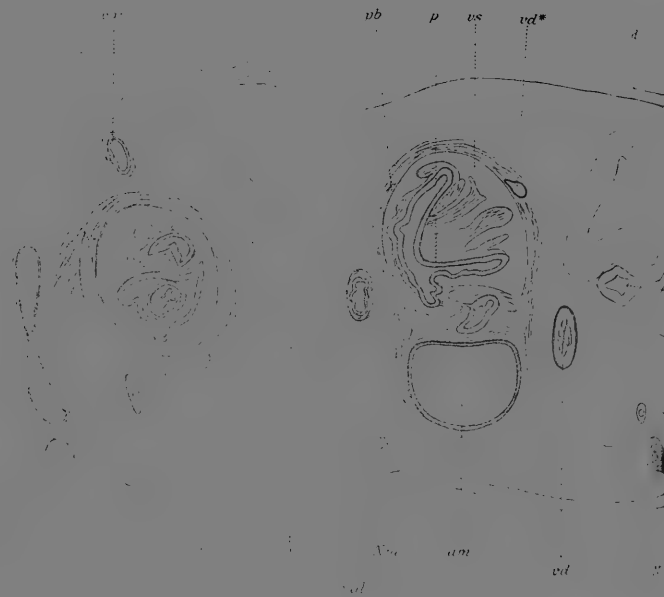


Fig. 2

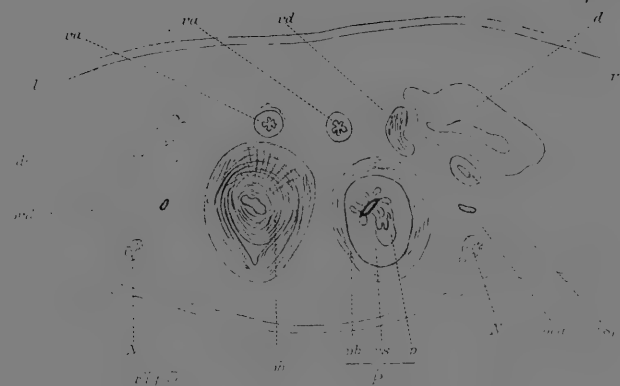


Fig. 3



Fig. 4

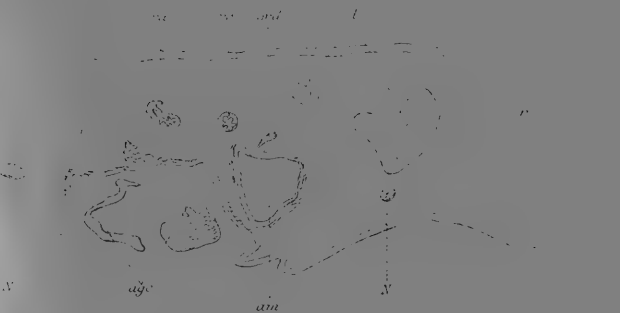


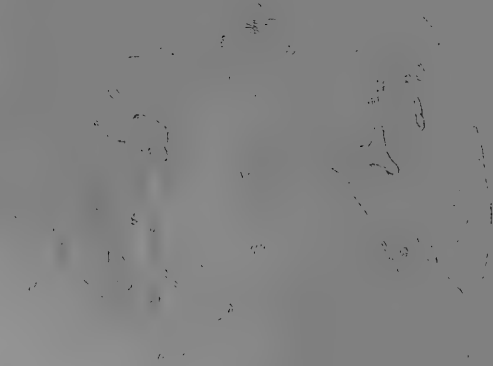
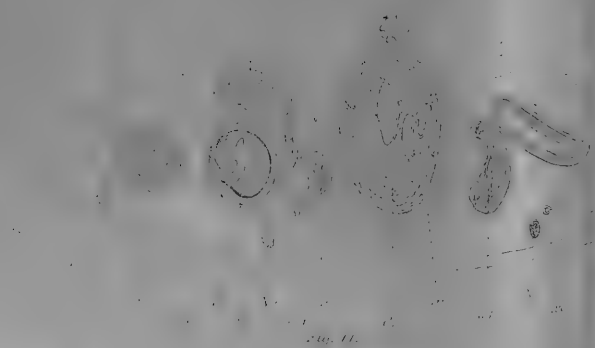
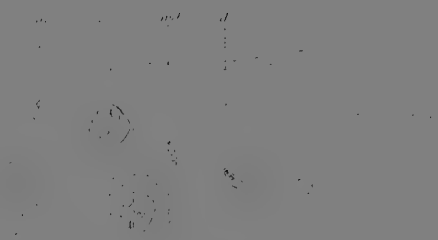
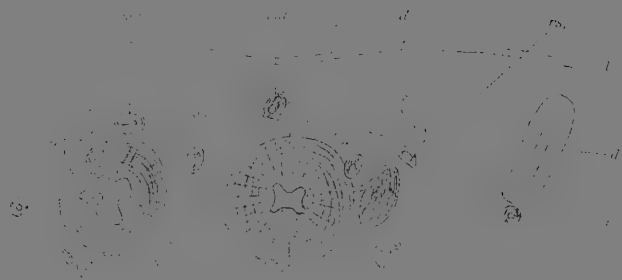
Fig. 5

Vermes von C. stuyt in der







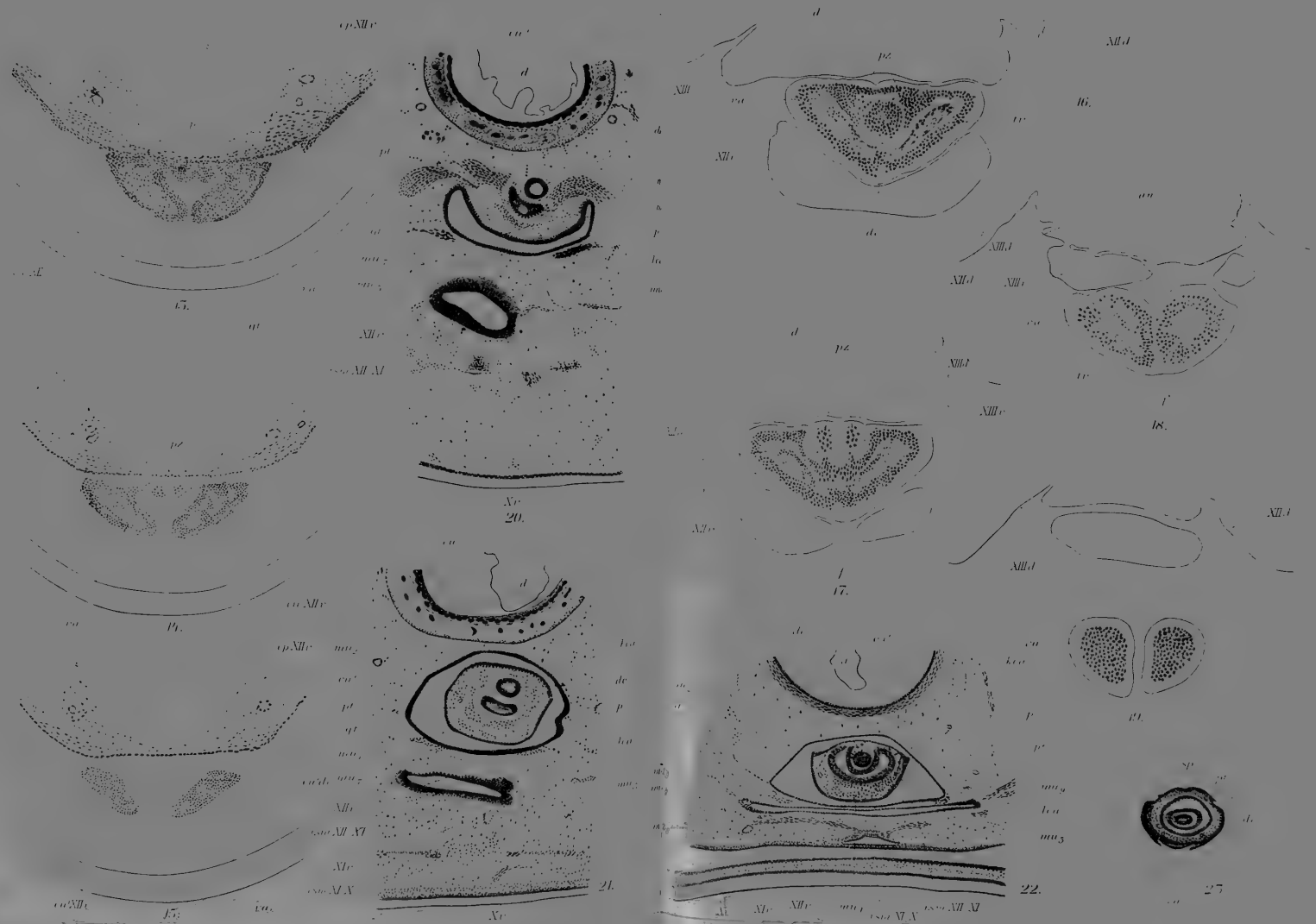








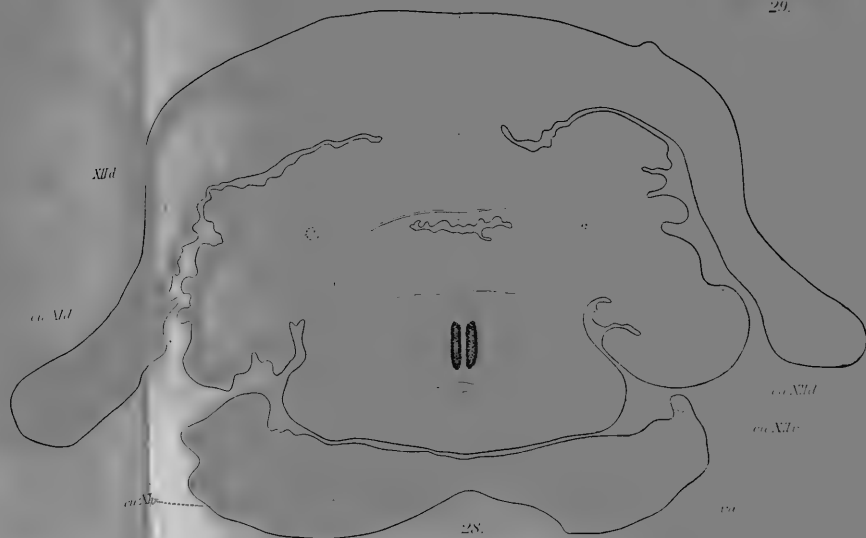






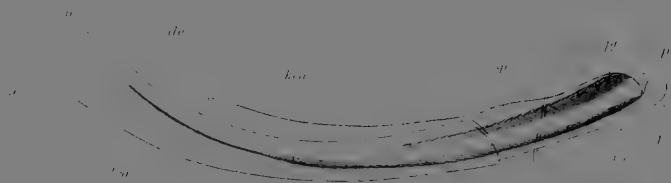








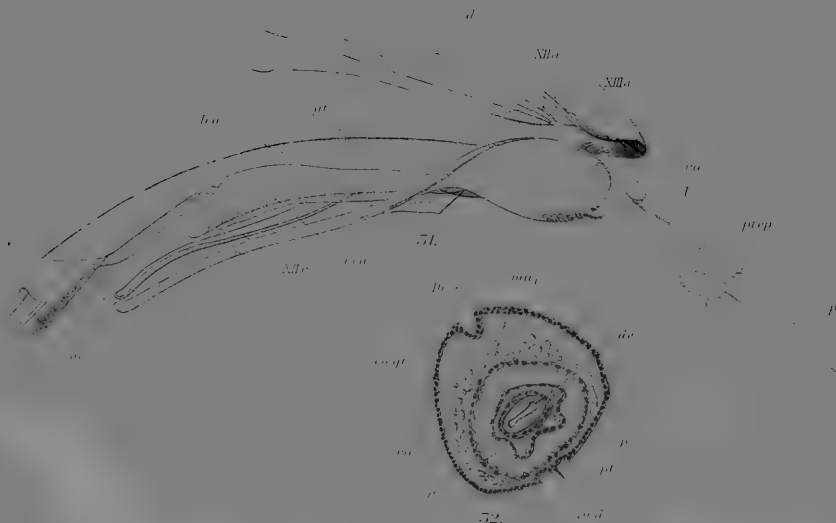




50A.

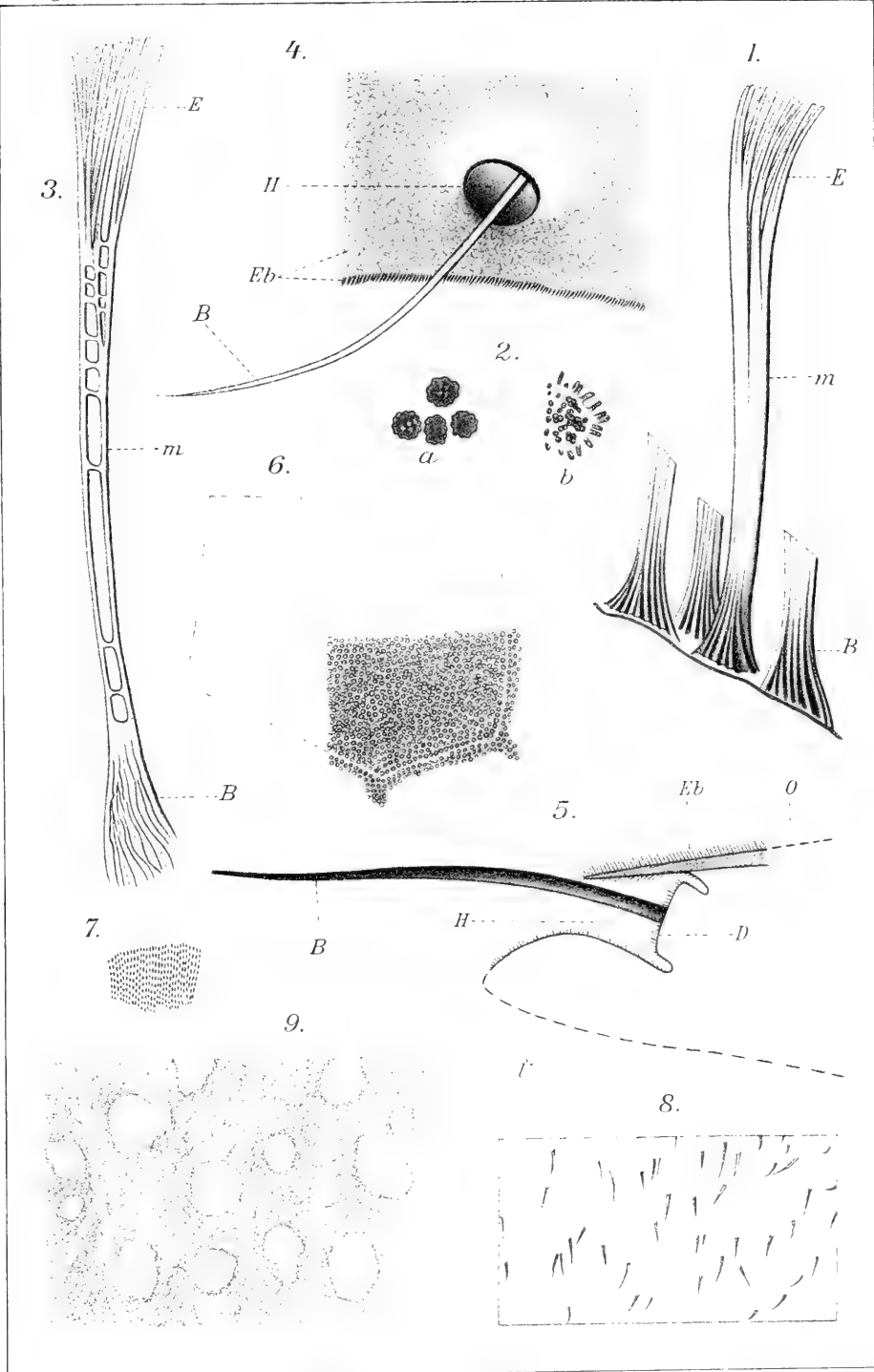


50B.



51.



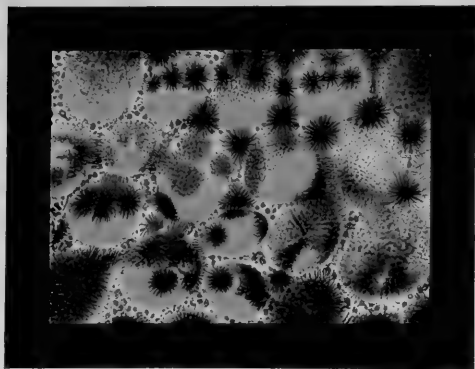




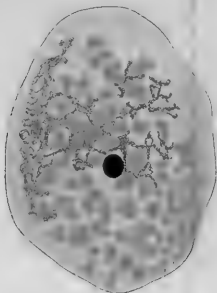




10



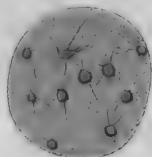
11.



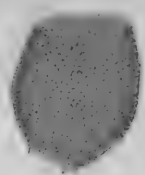
17.



18.



19.



12.



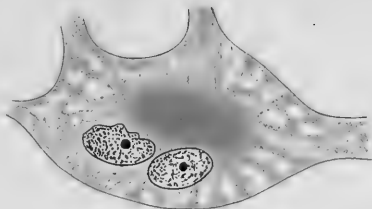
13.



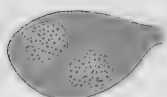
15.



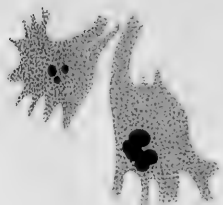
22.



20.



23.



14.



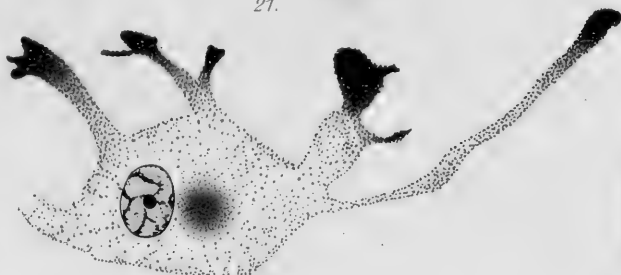
16.



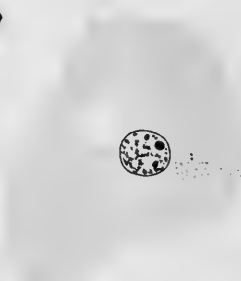
26.



21.



27.



24.



25.



28.



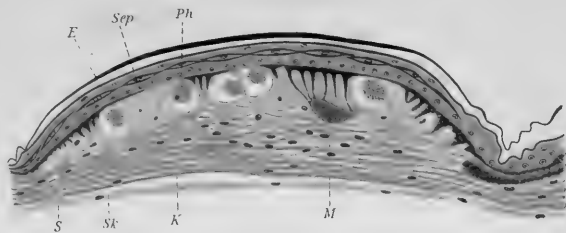




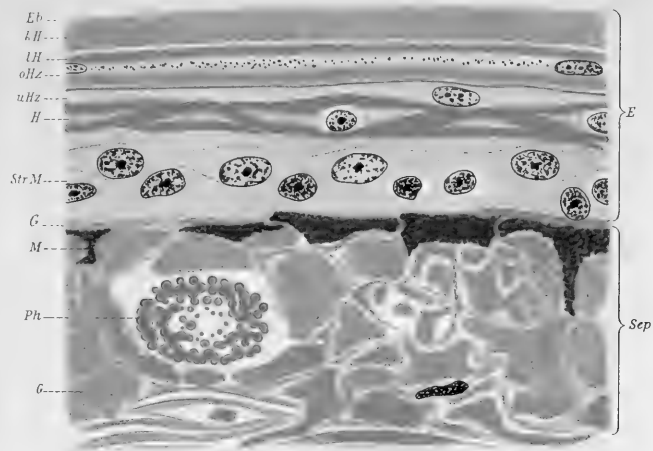




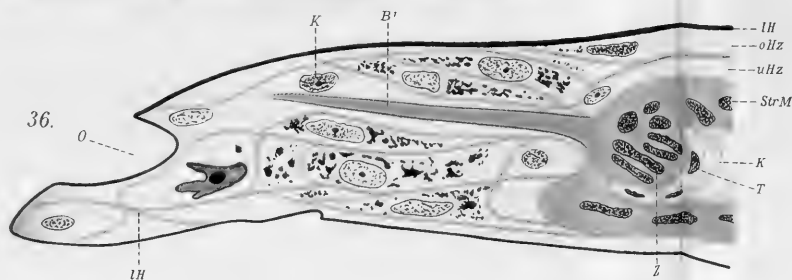
29.



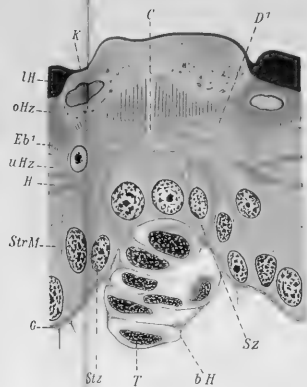
30.



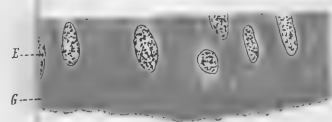
36.



35.



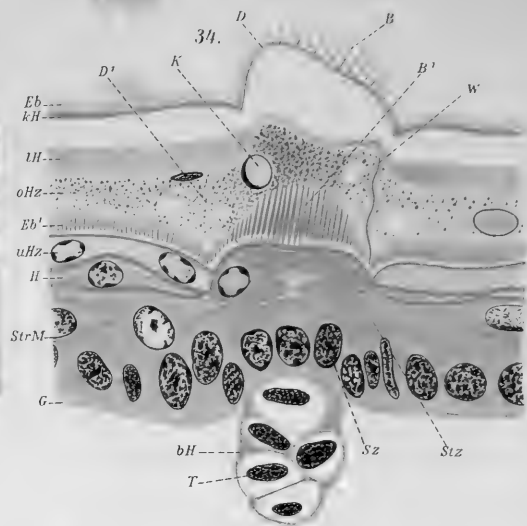
32.



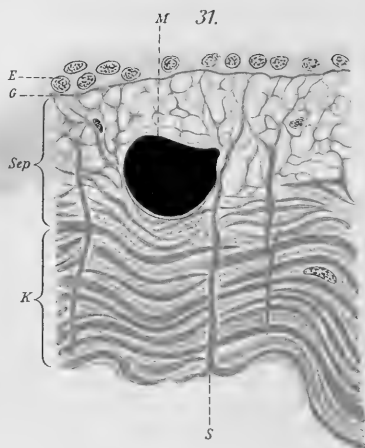
33.



34.



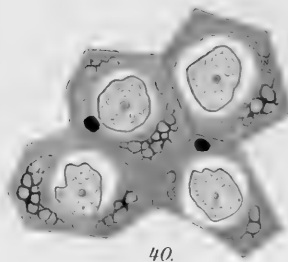
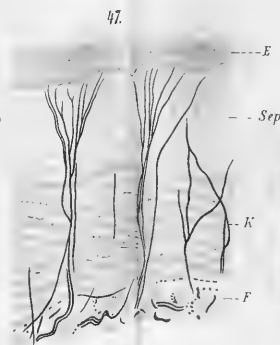
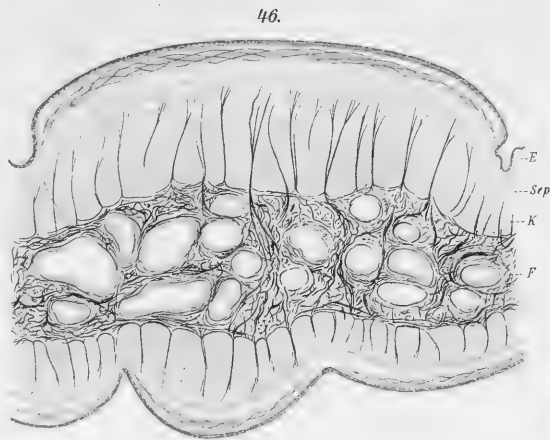
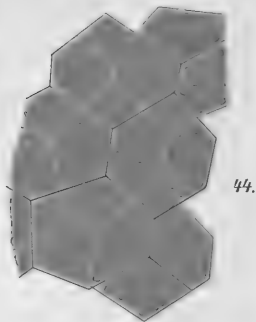
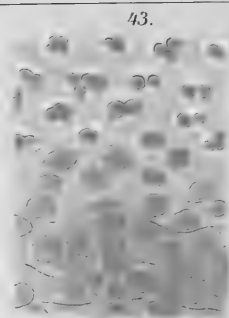
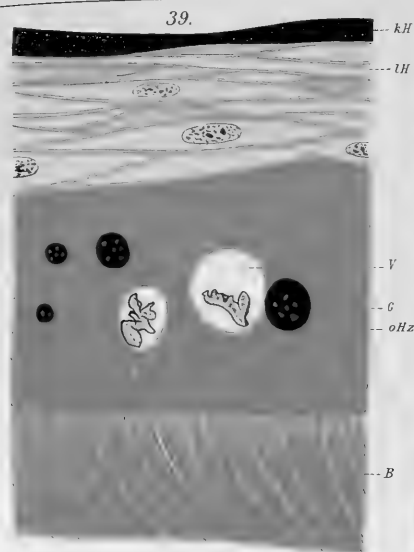
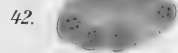
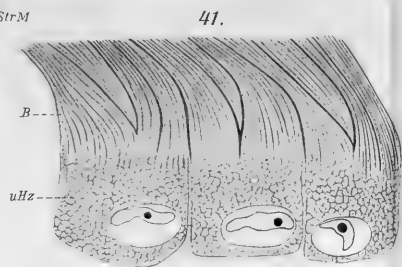
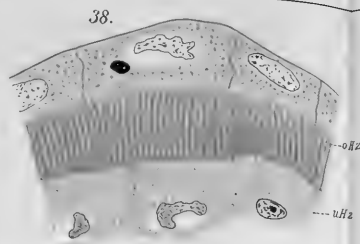
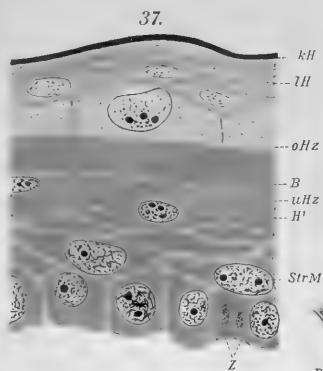
31.















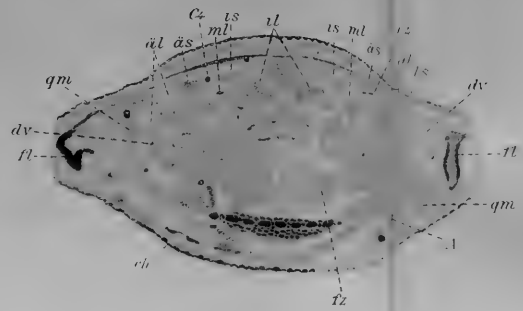




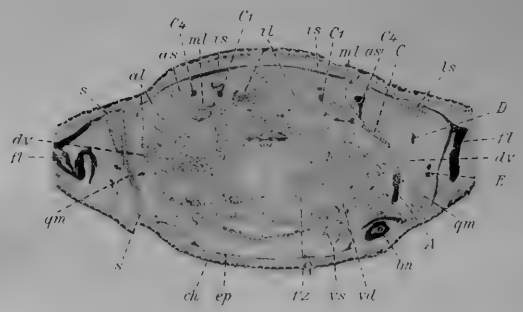
1.



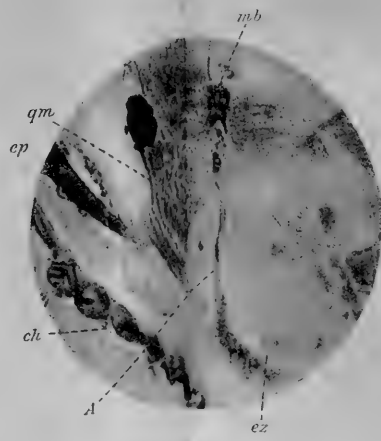
2.



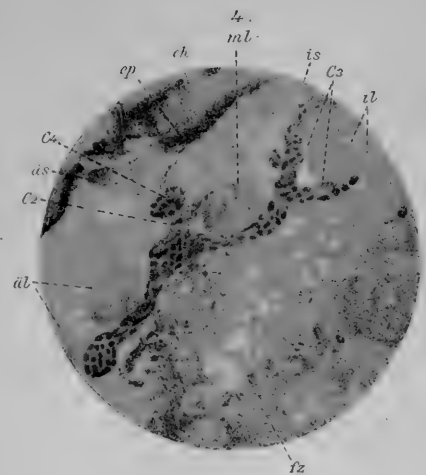
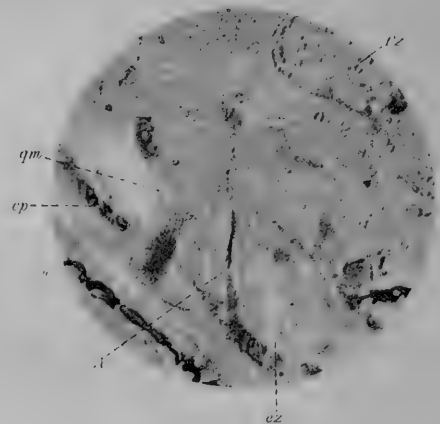
3.



5a.



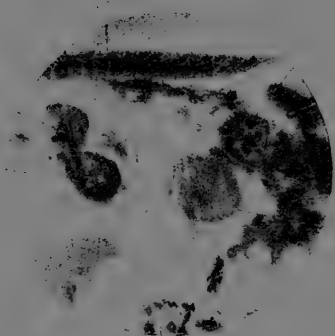
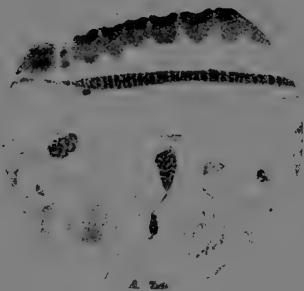
5b.











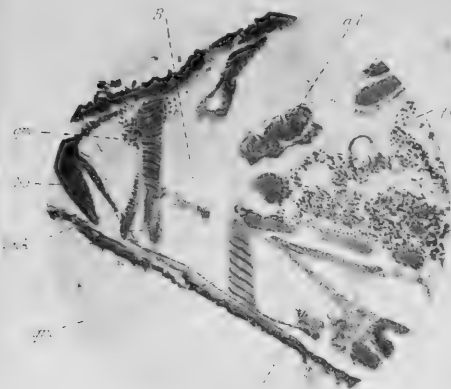






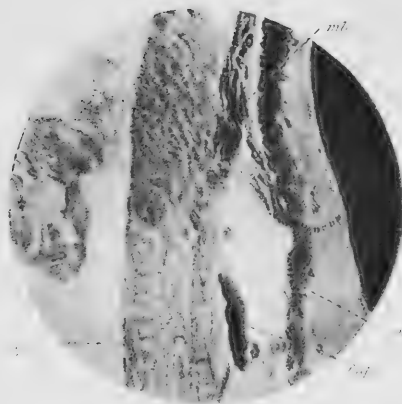


12



B

12



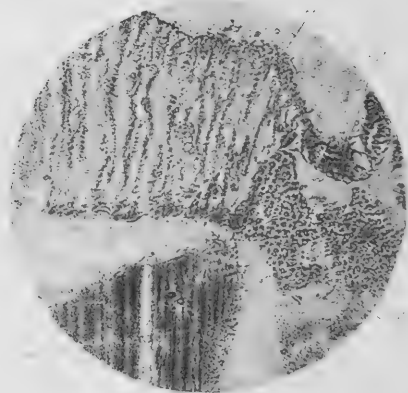
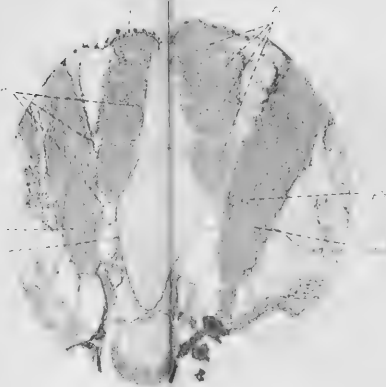
13



14a



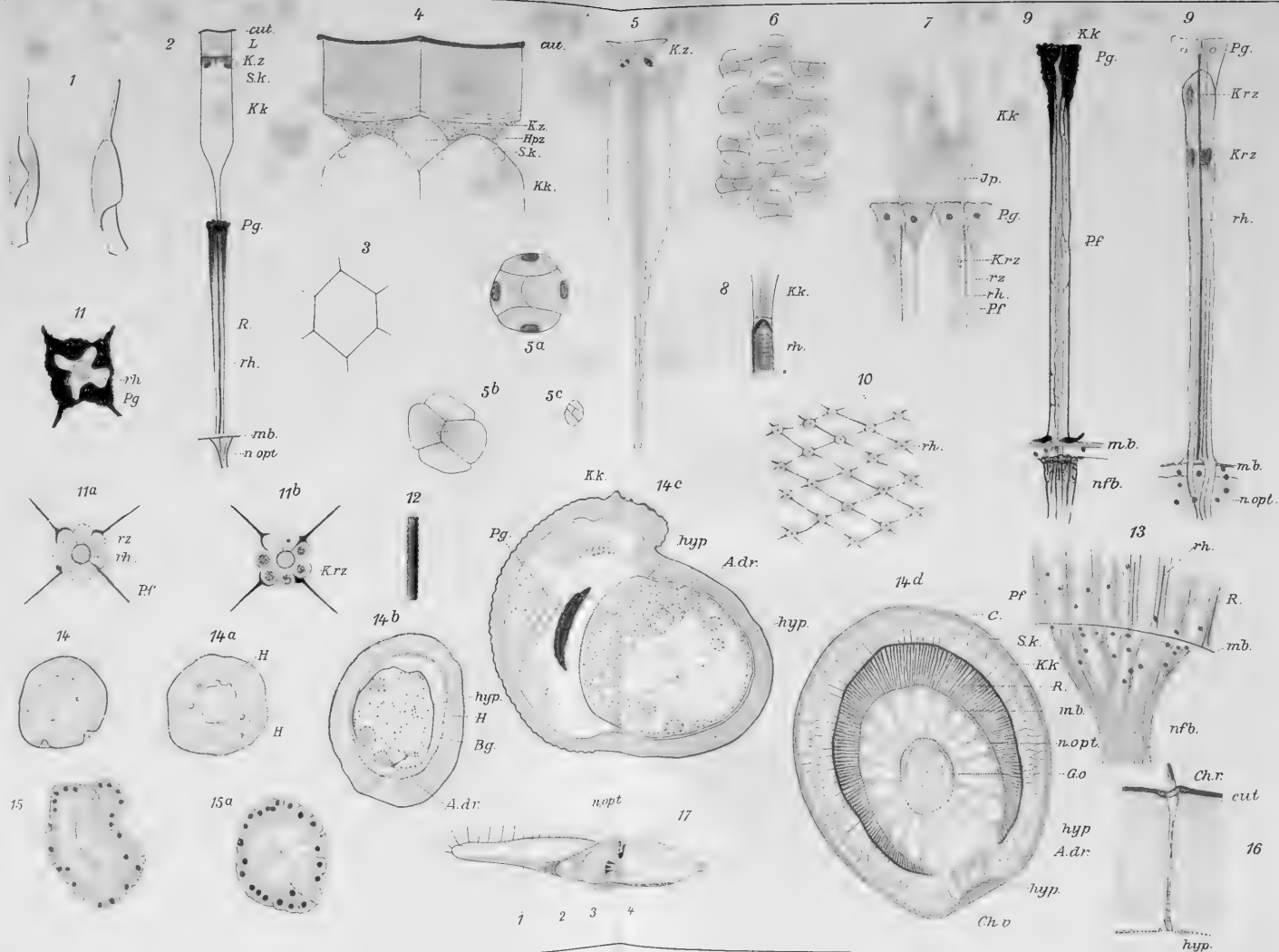
14

















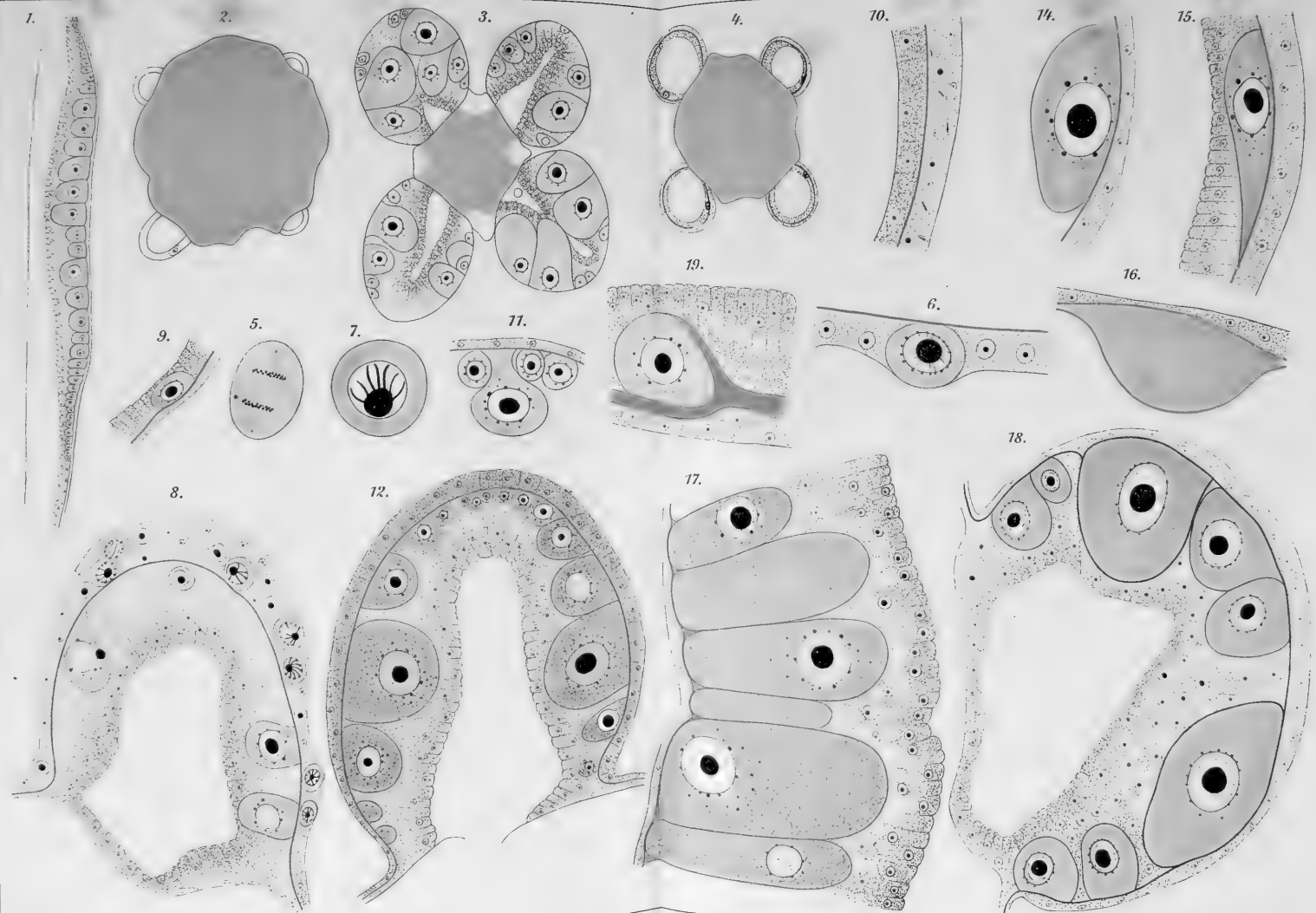










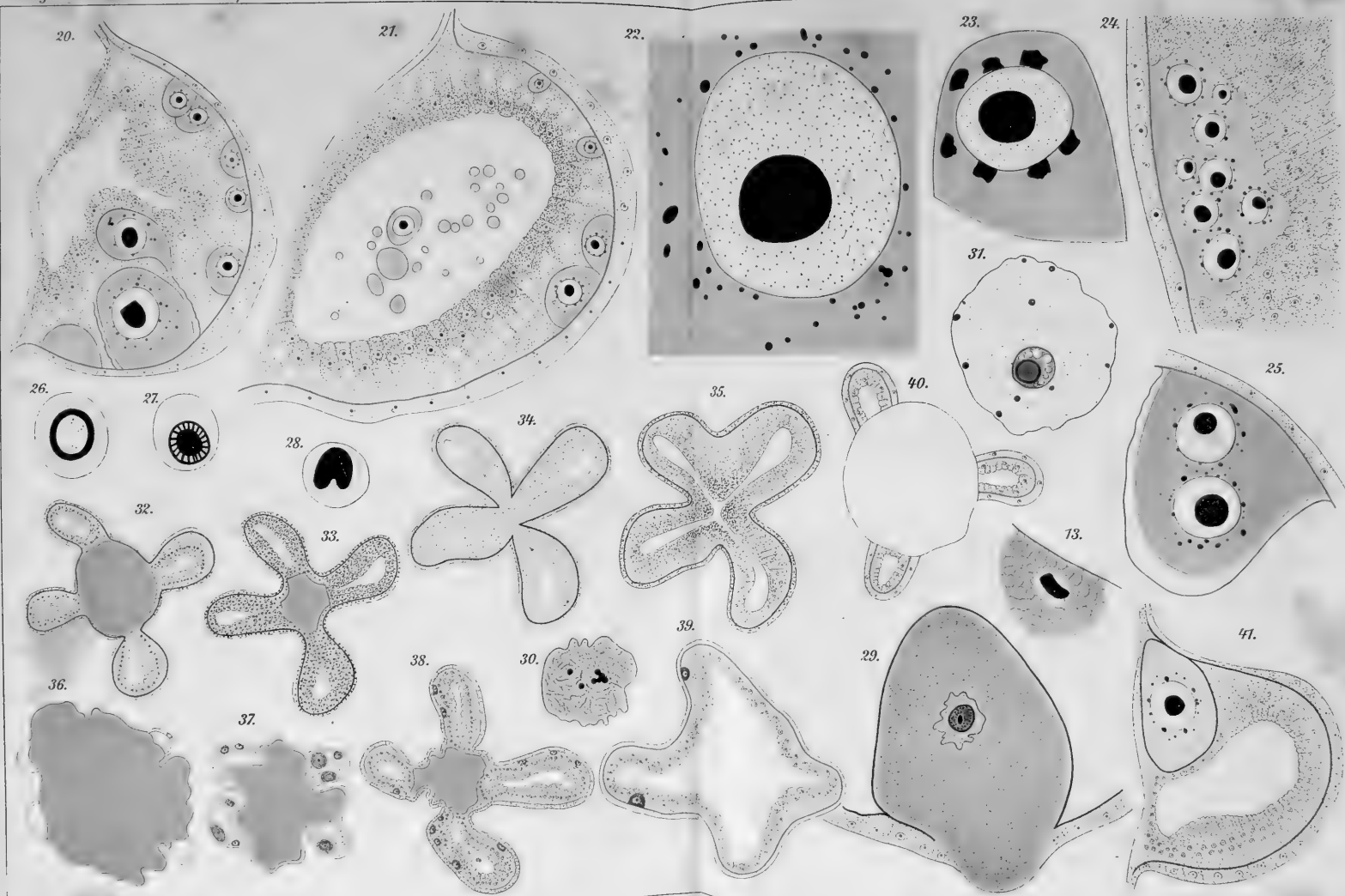








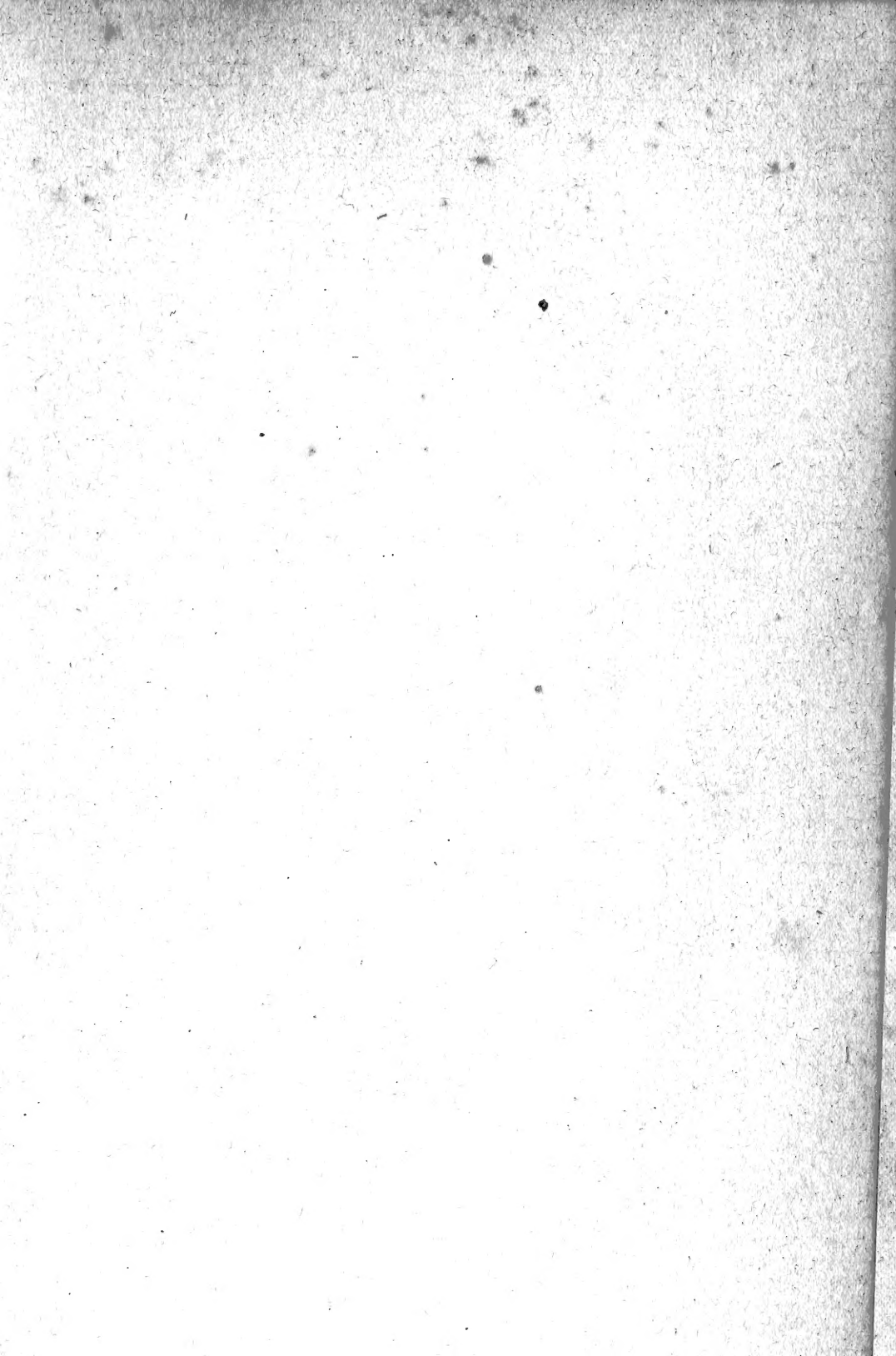


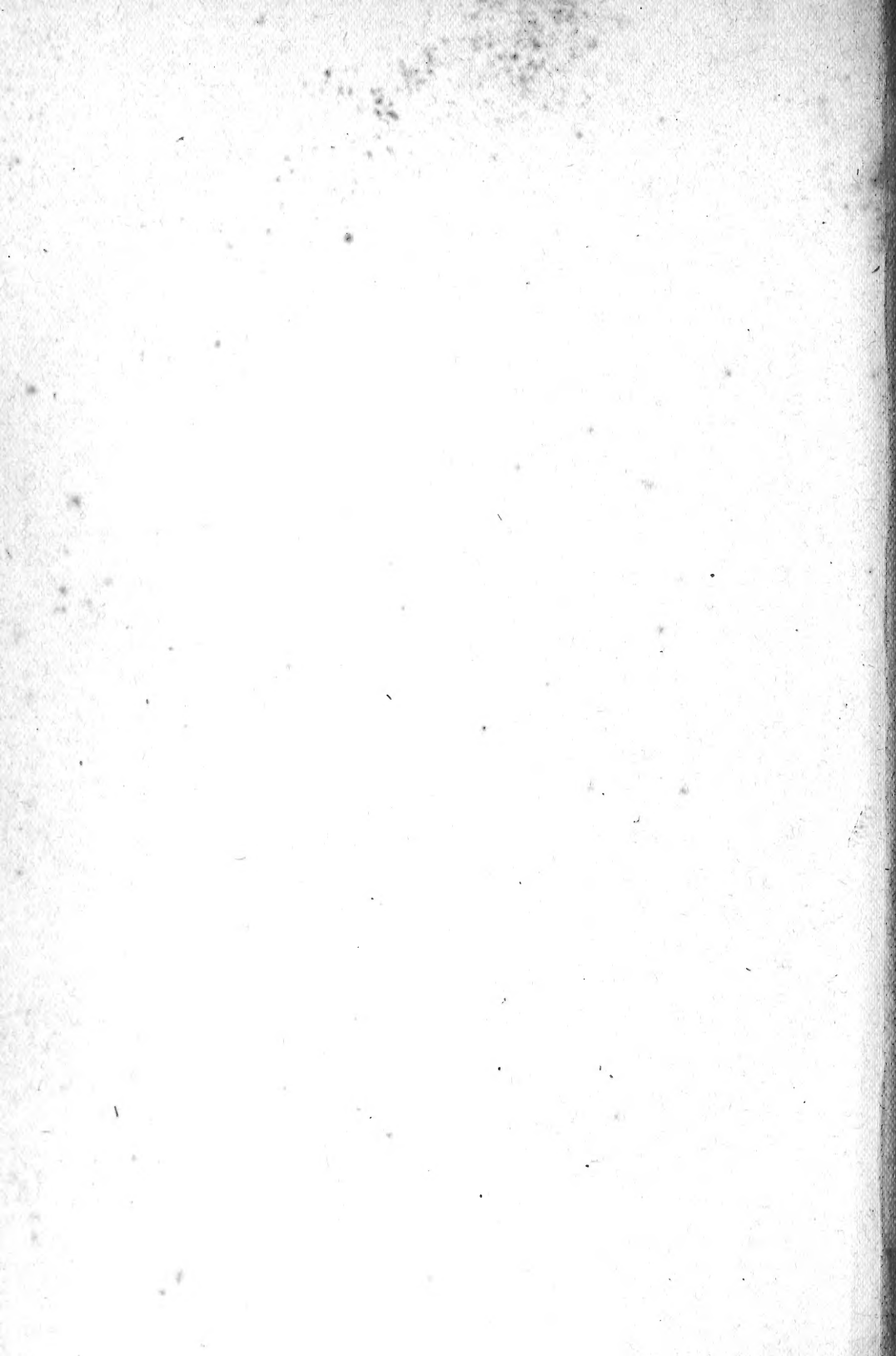














MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04643

2043

